

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU

CONCOURS D'AGRÉGATION

du 4 mai 1914

(Section d'Histoire naturelle et de Pharmacie)

LA PARTHÉNOGÉNÈSE

CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

PIERRE LAVIALLE

DOCTEUR ÈS SCIENCES

CHARGÉ DE COURS A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE NANCY

NANCY

IMPRIMERIE BERGER-LEVRAULT

18, RUE DES GLACIS, 18

1914



Digitized by the Internet Archive
in 2026

THÈSE

PRÉSENTÉE AU

CONCOURS D'AGRÉGATION

du 4 mai 1914

(Section d'Histoire naturelle et de Pharmacie)

LA PARTHÉNOGÉNÈSE CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

PIERRE LAVIALLE

DOCTEUR ÈS SCIENCES

CHARGÉ DE COURS A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE NANCY



NANCY

IMPRIMERIE BERGER-LEVRAULT

18, RUE DES GLACIS, 18

1914

JUGES DU CONCOURS

MM. GUIGNARD, *Président* ;

BOURQUELOT ;

RADAIS ;

PERROT ;

COUTIÈRE ;

JADIN ;

BRÜNTZ.

Secrétaire :

M. MUSSON.

Juges suppléants :

MM. GRIMBERT ;

GUÉRIN ;

LUTZ ;

HÉRISSEY.

CANDIDATS :

MM. GORIS ;

JUILLET ;

LAUNOY ;

LAVIALLE ;

SARTORY.

LA PARTHÉNOGÉNÈSE CHEZ LES VÉGÉTAUX

INTRODUCTION

Les philosophes grecs avaient déjà quelque idée de la sexualité des fleurs. ARISTOTE (330 av. J.-C.) écrit que les fleurs servent à préparer les fruits, et cite quelques arbres dont certains pieds portent des fruits, tandis que les autres n'en portent pas, mais aident les premiers à en produire. THÉOPHRASTE (né en 371 av. J.-C.) nous apprend que les Palmiers ont des pieds de deux sortes : les uns, fertiles, qu'il nomme femelles; les autres, stériles, qu'il nomme mâles. Il signale que les fruits des Palmiers ne mûrissent, que si on a saupoudré les fleurs femelles avec la poussière des fleurs mâles.

C'est au botaniste RUDOLPH-JACOB CAMERARIUS (1694) que l'on doit attribuer la découverte de la sexualité des fleurs. CAMERARIUS étudia avec soin les diverses parties des étamines, du pistil, et le phénomène de la pollinisation. De nombreuses expériences sur les plantes à fleurs de deux sortes lui montrèrent que l'éloignement des pieds mâles, ou la suppression des fleurs à étamines, entraînent généralement la suppression des fruits. Parfois, il remarque que des graines se produisent, malgré la suppression des fleurs mâles ou des étamines. Ainsi, dans ses essais de castration du Maïs, il obtient, malgré l'absence de pollen, le développement de graines fertiles sur les épis femelles. On ignorait, à ce moment, que le pollen peut être transporté au loin par le vent ou par les insectes. Il émet, le premier, l'idée que les graines peuvent se pro-

duire malgré la suppression des fleurs mâles, autrement dit par parthénogénèse.

Un certain nombre de noms s'attachent aux expériences plus ou moins rigoureuses, faites en vue d'établir la possibilité de la production de graines sans phénomènes sexuels. Ce sont les noms de : SPALLANZANI (1785) dont les observations portent sur un assez grand nombre de plantes; LECOQ (1827) qui affirmait encore la production de graines fertiles sur les pieds strictement femelles et isolés des plantes monocarpiques, telles que l'Épinard, le Chanvre et la Mercuriale annuelle (*Lychnis dioica*, vivace et polycarpique, restait toujours stérile après isolement des pieds femelles); GIROU DE BUZAREINGUES (1828 à 1833) qui étudiait *Cannabis sativa*, *Lychnis dioica*, *Spinacia oleracea*, etc...; TENORE (1854) qui observe *Pistacia narbonensis*; GASPARRINI (1846) qui expérimente sur *Ficus Carica*; NAUDIN (1856) qui publie des observations relatives à la formation des graines sans le secours du pollen, chez *Bryonia dioica*, *Cannabis sativa*, *Mercurialis annua* et d'autres plantes.

SPALLANZANI (1785) cite *Ocymum Basilicum*, *Hibiscus syriacus*, *Cucurbita melo*, *Cucurbita citrullus*, *Cannabis sativa*, *Spinacia oleracea*, *Mercurialis annua*, comme pouvant produire des graines sans l'intervention des fleurs mâles : « J'ai fait, dit ce savant (p. 373), des expériences sur les plantes hermaphrodites, sur celles qui portent séparément dans le même individu des fleurs mâles et des fleurs femelles, et sur celles qui ont des individus mâles et des individus femelles. A l'égard des premières, j'ai coupé les anthères avant la maturité des poussières; à l'égard des secondes, j'ai coupé les fleurs mâles tandis qu'elles étaient vertes; et pour les troisièmes j'ai isolé les individus femelles. Dans les plantes hermaphrodites, la privation des poussières n'a point empêché l'embryon de paraître dans les graines, quoique ces graines ne germèrent point en terre; la même privation des poussières dans quelques plantes à fleurs mâles et à fleurs femelles, sur le même individu, n'a point empêché les embryons de paraître, ni les graines de germer quand on les a mises en terre. Il en est de même pour diverses plantes à individus femelles..... La conséquence directe et immédiate de ces résultats saute aux yeux : si les embryons se font apercevoir indépendamment de l'action des poussières, et même si les graines sont fécondes sans avoir été fécondées par les poussières des étamines, il est évident que leur existence est indépendante de ces poussières; et lorsque ces graines ne germent pas quand elles n'ont pas été fécondées par les poussières, il faut dire qu'il leur manque la con-

dition nécessaire à ce développement ultérieur, comme les fœtus des animaux ne naissent pas lorsqu'ils n'ont pas été fécondés par la liqueur séminale, quoiqu'ils préexistent dans les ovaires des femelles. Il est tout aussi évident de dire que, puisque les embryons n'appartiennent point à la poussière des étamines, il faut reconnaître qu'ils appartiennent aux ovaires qui sont leurs sièges naturels.

« Quelques naturalistes de réputation ont cru que l'embryon des plantes était le résultat de deux principes, l'un dépendant de la poussière des étamines, l'autre de celle des pistils; mais mes observations, qui démontrent que l'existence des embryons n'est pas dépendante des poussières, démontrent aussi la fausseté de cette opinion. »

SPALLANZANI pensait donc que le pollen n'est pas indispensable à la production des graines.

BERNHARDI (1839), rappelant les observations antérieures de divers auteurs, et en particulier de CAMERARIUS (*loc. cit.*) et de SPALLANZANI (*loc. cit.*), estime que le nombre des expériences tendant à prouver que la pollinisation du stigmate n'est pas toujours nécessaire à la production de graines fécondes est si considérable, qu'on ne saurait croire qu'il y ait eu constamment erreur. Cet auteur rapporte les expériences de LINNÉ (1) sur le Chanvre : « LINNÉ sema, au mois d'Avril, des graines de Chanvre dans deux pots. Dans chaque pot levèrent 30 ou 40 graines. Il plaça les deux pots dans deux chambres éloignées. Dans l'un des pots il laissa se développer toutes les plantes, tant mâles que femelles, et il obtint de ces dernières des graines fécondes. Dans l'autre pot, il arracha toutes les plantes mâles, et, sur les femelles, pas une seule graine ne parvint à son parfait développement. » Les cas de fertilité des pieds femelles isolés de Chanvre ont été attribués par divers auteurs à la présence accidentelle de fleurs hermaphrodites sur ces pieds femelles. BERNHARDI, dans ses expériences sur le Chanvre, arrachait de très bonne heure toutes les plantes mâles et vérifiait tous les deux jours, sur les plantes en expériences (au nombre de deux), qu'il n'y avait production d'aucune fleur mâle. Le premier semis, fait en 1811, fournit à l'auteur 28 graines pour les deux pieds femelles. Cet essai, renouvelé pendant six années consécutives dans les mêmes conditions, permit d'obtenir tous les ans des graines fertiles sur les deux pieds femelles en observation.

L'apport de pollen par le vent, écrit l'auteur, n'a pas pu fausser

(1) LINNÉ, *Amoen. Acad.*, t. X, p. 116.

les résultats, car il observait simultanément deux pieds de Chanvre, l'un mâle, l'autre femelle, situés à 100 pieds environ l'un de l'autre. Le pied femelle ne fut jamais fécondé; tandis que, rapproché du pied mâle, il donna un grand nombre de graines. BERNHARDI en conclut qu'en certaines circonstances, il peut y avoir, dans le règne végétal, production de graines sans pollinisation.

GASPARRINI (1846, p. 307), à la suite d'expériences sur le Figuier cultivé, admet que l'embryon des graines de cette plante naît et se développe sans fécondation préalable.

KARSTEN (1860) est d'un avis nettement opposé à ceux des précédents auteurs. Il écrit : « Jamais un embryon d'un développement normal ne se produit dans l'organe destiné à cette fonction, sans le secours d'une matière fécondante; il n'existe donc pas de parthénogénèse dans les espèces du règne végétal. »

La question de l'existence de la parthénogénèse dans le règne végétal serait encore l'objet de nombreuses discussions, si les découvertes réalisées dans l'étude de la division nucléaire et de la fécondation n'avaient pas apporté une grande précision dans l'observation des phénomènes de la sexualité.

L'étude de la structure intime du noyau et des divisions nucléaires a permis de découvrir, dans la plupart des végétaux, un cycle formé de deux générations alternant régulièrement, et présentant réciproquement un développement variable avec le groupe considéré. C'est ainsi que chez les Phanérogames, chez les Cryptogames vasculaires et chez les Muscinées, on constate l'alternance régulière de deux générations.

Chez les Phanérogames, la macrospore (sac embryonnaire) germe dans le sporange (nucelle), en donnant un groupe de huit cellules, représentant un prothalle réduit muni de cellules reproductrices. Les noyaux de ces cellules renferment ordinairement la moitié (n) du nombre ($2n$) des chromosomes contenus dans les noyaux des cellules du nucelle et des autres parties de la plante (1). La fécondation double ce nombre dans les noyaux sexuels; de sorte que, depuis la fécondation, l'œuf, l'embryon et la plante adulte jusqu'à la division de la cellule-mère primordiale du sac, possèdent des noyaux renfermant deux fois plus de chromosomes que les noyaux contenus dans le sac embryonnaire, ou, tout au

(1) Au cours de ce travail, nous distinguerons les noyaux renfermant le nombre double ($2n$) de chromosomes, sous le nom de *noyaux diploïdes*, et ceux qui renferment le nombre simple (n) de chromosomes, sous le nom de *noyaux haploïdes*. Ces termes sont couramment employés aujourd'hui.

moins, que les noyaux sexuels. Le stade à n chromosomes est donc très court; le stade à $2n$ chromosomes représente la presque totalité du développement.

Chez une Fougère, il en est autrement. La spore, formée avec réduction chromatique, et pourvue par conséquent du nombre haploïde de chromosomes, germe et donne un prothalle dont toutes les cellules, y compris les cellules reproductrices mâles et femelles, ont des noyaux pourvus du nombre haploïde de chromosomes. Après la fécondation ce nombre est doublé, et la plante feuillée tout entière est pourvue de noyaux diploïdes jusqu'aux cellules-mères primordiales des spores. Ici, le stade à n chromosomes est relativement plus important que chez les Phanérogames, mais beaucoup moins important que chez les Muscinées. Au contraire, le stade parcouru avec $2n$ chromosomes représente la plus grande partie du développement, c'est-à-dire la plante feuillée.

Chez les Muscinées, la plante feuillée représente la génération haploïde. La soie et le sporogone seuls sont pourvus de noyaux diploïdes. Cependant, le genre *Polytrichum* réalise un cas particulier qui mérite d'être signalé ici. Y. et W. VAN LEEUWEN-REIJNVAAN (1907) rapportent que, dans le genre *Polytrichum*, le nombre des chromosomes permet de distinguer trois générations. Il y aurait une génération pourvue de noyaux à 12 chromosomes, une deuxième à 6 chromosomes et une troisième à 3 chromosomes. La réduction chromatique aurait lieu, suivant ces auteurs, aussi bien pendant la formation des cellules sexuelles que dans la formation des spores. Avant la fécondation, le nombre (3) des chromosomes de l'oosphère serait porté à 6, par fusion de son noyau avec celui de la cellule du canal. L'oosphère, fécondée ensuite par deux anthérozoïdes pourvus chacun de 3 chromosomes, donnerait un œuf à 12 chromosomes. Les cellules végétatives du sporogone contiendraient, comme l'œuf, des noyaux à 12 chromosomes.

Si on considère le nombre 3 comme le nombre haploïde, nous devons regarder : la plante feuillée comme étant la génération diploïde; la soie et le sporogone comme représentant une génération tétraploïde. Cette découverte établirait, si elle était confirmée, qu'il peut exister dans le cycle évolutif d'une espèce, plusieurs dédoublements du nombre des chromosomes. Mais ce cas n'enlève à l'alternance périodique des deux générations précédemment étudiées, ni sa généralité ni son importance.

Si donc on compare entre eux les divers stades du développe-

ment des Phanérogames, des Cryptogames vasculaires et des Muscinées, on est amené à homologuer :

1^o Génération haploïde :

- a) Sac embryonnaire des Phanérogames;
- b) Prothalle des Cryptogames vasculaires;
- c) Protonéma et partie feuillée des Muscinées.

2^o Génération diploïde :

- a') La plante entière, à l'exception du sac embryonnaire, chez les Phanérogames;
- b') La plante feuillée des Cryptogames vasculaires;
- c') La soie et le sporogone des Muscinées.

On donne habituellement aujourd'hui le nom de *gamétophyte* à la génération haploïde (1), et le nom de *sporophyte* à la génération diploïde. Les mots *gamétophyte* et *sporophyte* conserveront, dans la suite de cet exposé, la signification que nous venons de rappeler.

Lorsqu'une cellule de gamétophyte, différenciée en cellule sexuelle, se divise et fournit un embryon sans fécondation préalable, on dit qu'il y a *parthénogénèse* (2). L'étude de la production parthénogénétique d'embryons fait l'objet du présent travail.

On réserve des noms spéciaux à la production d'embryons aux dépens de cellules de gamétophytes non différenciées en cellules sexuelles. Mais il n'est pas toujours facile, et même possible, de distinguer avec certitude l'oosphère, la véritable cellule sexuelle femelle, des autres cellules du gamétophyte. Pour ne citer qu'un cas de ce genre de difficultés, nous signalerons simplement ici les observations de GUIGNARD (1900) sur les Tulipes. Chez plusieurs de ces plantes, en effet, les huit noyaux contenus dans le sac embryon-

(1) Nous avons dit plus haut que le sac embryonnaire constituait, chez les Phanérogames, la génération haploïde. En réalité, le nombre haploïde de chromosomes n'est constant que pour l'oosphère, les synergides et le noyau polaire supérieur. Voici ce qu'écrit GUIGNARD (1891, p. 187), à propos de la division du noyau dans le jeune sac embryonnaire, chez *Lilium Martagon* : « Chez les deux noyaux-filles, situés chacun à une extrémité du sac, le nombre des segments chromatiques n'est pas le même. On en compte toujours 12 dans celui du haut, tandis que celui du bas en offre souvent 16, 20 ou même 24..... Ce qu'il importe de remarquer, c'est que le nombre 12 ne change pas dans le noyau supérieur ni dans ses dérivés. » Cette description s'applique, sauf le nombre absolu de chromosomes, à d'autres plantes étudiées par l'auteur, et en particulier à toutes les espèces de *Lilium*.

(2) Parthénogénèse. — Tiré de deux mots grecs : παρθένος, vierge ; γένεσις, engendrement.

naire ne se disposent jamais en deux groupes opposés, et le plus souvent rien ne permet de distinguer l'oosphère, pas plus que le noyau polaire supérieur (fig. a). De plus, c'est le noyau basilaire qui, bien que situé au-dessous des noyaux correspondant aux antipodes chez les autres plantes, joue le rôle de noyau polaire inférieur. Il serait donc impossible, chez des plantes présentant dans leur sac embryonnaire une répartition analogue des noyaux, d'affirmer l'existence d'une véritable parthénogénèse.

D'autre part, GUIGNARD (1881) a montré que, dans quelques Mimosées, les synergides peuvent être fécondées comme l'oosphère. Il se produit alors trois vrais embryons dont un seul subsiste.

Dans le genre *Naias* (GUIGNARD 1899), les deux synergides sont fécondées parfois et produisent des embryons, tandis que l'oosphère et le noyau secondaire ne sont pas fécondés.

Dans quelques espèces de *Balanophora* (VAN TIEGHEM 1896), le noyau d'une des antipodes peut s'unir au gamète mâle et donner naissance à un embryon.

Tout embryon résultant du développement d'une synergide non fécondée peut être considéré comme parthénogénétique, par rapport aux embryons issus des synergides fécondées, chez les Mimosées et chez les *Naias*. De même, l'embryon issu d'une antipode non fécondée chez *Allium odorum* peut être considéré comme parthénogénétique par rapport à l'embryon né d'une antipode fécondée chez *Balanophora indica*.

Sans même tenir compte des cas où la nature sexuelle ou non sexuelle de la cellule-mère de l'embryon peut être douteuse, il est difficile d'admettre que la parthénogénèse n'existe pas, lorsqu'une synergide ou une antipode (c'est-à-dire une cellule ordinairement végétative du gamétophyte) produit un embryon sans fécondation, puisque nous connaissons des cas où elles sont régulièrement fécondées.

Pour ces raisons, et aussi pour ne pas laisser dans l'ombre des faits présentant avec la parthénogénèse véritable des relations

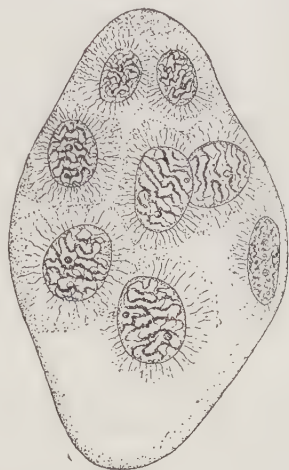


Fig. a. — *Tulipa sylvestris*. — Disposition irrégulière des noyaux du sac embryonnaire.

étroites, d'autant plus étroites que, dans certains cas (sac embryonnaire des Phanérogames), les différences entre les divers éléments normalement ou anormalement sexuels sont des différences de position, nous donnerons au mot parthénogénèse un sens plus général. Nous l'appliquerons au développement d'un embryon aux dépens de toute cellule non fécondée, et jouant ordinairement ou exceptionnellement, dans le règne végétal le rôle de cellule sexuelle.

Pour donner de la clarté à notre description, nous ferons dans le sujet ainsi compris les divisions nécessaires, en donnant à chacune de ces divisions le nom qui lui est le plus généralement et le plus judicieusement appliqué.

WINKLER (1908) a publié sur ce sujet un important travail auquel nous ferons de nombreux emprunts.

SIGNIFICATION DE QUELQUES TERMES EMPLOYÉS DANS CET OUVRAGE

Apogamie. — Naissance d'un sporophyte aux dépens des cellules végétatives d'un gamétophyte, sans fusion nucléaire.

Apomixie. — Ce mot désigne tous les modes de reproduction asexuelle.

Aposporie. — Naissance d'un gamétophyte aux dépens de cellules végétatives d'un sporophyte, sans l'intermédiaire des spores.

Mérogonie. — Fécondation réalisée par un gamète mâle, sur un gamète femelle artificiellement privé de noyau.

Parthénapogamie. — Naissance d'un sporophyte aux dépens d'un gamète femelle diploïde non fécondé.

Parthénocarpie. — Production de fruits normalement constitués, mais dépourvus de semences, ou ne possédant que des semences stériles.

Parthénogamie. — Fusion des noyaux d'un gamète femelle plurinucléé, où fusion de deux gamètes femelles.

Parthénogénèse. — Naissance d'un sporophyte aux dépens d'un gamète femelle non fécondé.

Parthénomixie. — Ce mot désigne les fusions nucléaires observées, chez les Champignons, dans les azygospores.

Pseudogamie. — Terme créé pour désigner les cas, où les descendants d'un individu femelle pollinisé par du pollen étranger, possèdent des caractères exclusivement maternels.

Pseudomixie. — Fusion de deux noyaux appartenant à deux cellules non différenciées en gamètes.

CHAPITRE I

Généralités sur les divers modes de reproduction asexuelle chez les végétaux

Le mode normal de reproduction sexuelle qu'on rencontre chez les végétaux est l'amphimixie, mode dans lequel l'embryon résulte de la fusion de deux cellules ou gamètes, semblables entre elles (isogamètes) ou différenciées en oosphère (gamète femelle) et anthérozoïde (gamète mâle).

Pseudomixie. — Parfois l'amphimixie est remplacée par l'union de deux cellules non différenciées en cellules reproductives spécifiques. On donne à ce mode de reproduction le nom de « pseudomixie ».

La pseudomixie est connue chez quelques Fougères. FARMER, MOORE et DIGBY (1903) ont montré que chez *Lastrea pseudo-mas* var. *polydactyla* WILLS, le sporophyte naît d'une cellule du prothalle dont le noyau s'unit à un deuxième noyau venu d'une cellule voisine.

On pourrait peut-être ranger les Champignons du groupe des Urédinées parmi les végétaux à reproduction pseudomixique. DAN-GEARD et SAPPIN-TROUFFY (1893) ont montré que les écidiospores, les urédospores et les filaments mycéliens qui en dérivent, et aussi les jeunes téléutospores, possèdent toujours deux noyaux dans chaque cellule. C'est seulement à partir des jeunes téléutospores que s'arrête la série des générations de cellules bi-nucléées. Pendant l'épaississement de la membrane de la téléutospore, on constate en effet que les deux noyaux pourvus chacun de 2 chromosomes, se fusionnent en un seul très gros noyau à 4 chromosomes. Ce noyau subit la réduction chromatique dès la première mitose, et les noyaux-

filles sont pourvus seulement de 2 chromosomes. DANGEARD et SAPPIN-TROUFFY considèrent cette fusion nucléaire comme une véritable fécondation, et attribuent à la téléutospore adulte la valeur d'un œuf.

POIRAULT et RACIBORSKI (1895) pensent qu'on ne doit pas voir dans cette fusion une fécondation, car s'il on veut considérer la fusion des noyaux de la probaside comme un acte sexuel, on doit, selon ces deux auteurs, donner le même nom à la fusion des deux noyaux polaires du sac embryonnaire.

Tous les cas de fusion nucléaire ou cellulaire ne peuvent pas être considérés comme des phénomènes pseudosexuels. Ainsi, les fusions nucléaires décrites par NEMEC (1902, 1903) dans les racines chlorallisées de *Vicia*, sont évidemment des fusions asexuelles.

Les auteurs sont en désaccord sur le caractère sexuel ou asexuel de la fusion nucléaire découverte par DANGEARD (1894, 1897) dans le jeune asque des Ascomycètes.

L'amphimixie et la pseudomixie possèdent donc un caractère commun : c'est l'existence d'une fusion nucléaire qui a lieu entre gamètes, ou entre cellules non différenciées en gamètes.

Apogamie. — Quand la fusion sexuelle ou pseudosexuelle est remplacée par un autre mode de multiplication non associé à une fusion nucléaire, on désigne ce mode sous les noms d'apogamie ou d'apomixie.

Le mot « apogamie » a été proposé par DE BARY (1878 p. 479) pour indiquer que « dans une espèce (ou une variété), la reproduction sexuelle s'est perdue et a été remplacée par un autre mode de reproduction ». Le terme « apomixie » a été proposé par WINKLER (1908) pour remplacer le mot « apogamie » qui n'est plus employé par tous les auteurs dans le sens indiqué par DE BARY, mais dans un sens plus restreint. JUEL (1900 p. 40), par exemple, nomme apogamie la production d'un sporophyte par un gamétophyte sans phénomène de sexualité. COULTER et CHAMBERLAIN (1904 p. 210) font la même application de ce terme. GUÉRIN (1904 p. 80) ne considérant que les Phanérogames, restreint encore le sens du mot apogamie et en donne cette définition : « L'apogamie ne comprend que les embryons naissant dans le sac embryonnaire, aux dépens de toute cellule autre que l'oosphère. » De même, TREUB (1905 p. 149) comprend dans l'apogamie les cas « où l'amphimixie fait défaut, et dans lesquels l'embryon tire son origine d'un élément quelconque dans le sac embryonnaire, à l'exception de l'oosphère ».

Les auteurs qui viennent d'être cités voient donc dans l'apogamie,

non plus, comme DE BARY, le remplacement de la reproduction sexuelle perdue par un autre mode quelconque et non sexuel de multiplication, mais seulement la production de sporophytes par des gamétophytes sans phénomènes sexuels. STRASBURGER (1904 p. 113; 1907 p. 170) considère comme un véritable cas d'apogamie, la formation d'un embryon aux dépens de l'oosphère non fécondée, à condition que le noyau de l'oosphère soit diploïde. FARMER et DIGBY (1907 p. 192) donnent le nom d'apogamie à la production non sexuelle d'un sporophyte par un gamétophyte dont les cellules sont pourvues de noyaux diploïdes. Ils nomment « parthénapogamie » la production d'un sporophyte aux dépens de l'oosphère diploïde non fécondée, et « euapogamie » la naissance d'un sporophyte aux dépens du tissu d'un gamétophyte.

STRASBURGER (1905 p. 58) considère l'oosphère des Alchimilles « apogames » et des plantes qui se comportent de même « comme une cellule végétative de sporophyte ayant la morphologie d'un œuf ». A. DE CANDOLLE (1905) fait remarquer que, si on considère l'oosphère même diploïde, comme une cellule végétative du sporophyte, la production d'un sporophyte à ses dépens ne doit pas être regardée comme un phénomène d'apogamie, mais comme un cas de propagation végétative, équivalant à la formation d'embryon adventif aux dépens de cellules du nucelle ou à la multiplication par stolons.

Le mot « apomixie » créé par WINKLER (1908) serait utile, si cet auteur l'avait substitué au mot apogamie dans tous les cas où ce dernier a été détourné du sens que lui a donné DE BARY. S'il en était ainsi, la priorité du terme apogamie aurait été respectée, et son sens conservé, au profit de l'harmonie dans la nomenclature et de la clarté des descriptions. Dans ces conditions, le terme « apomixie » aurait été réservé à la production de sporophytes aux dépens des cellules végétatives des gamétophytes, sans phénomènes de sexualité.

Cependant, pour éviter d'amener la confusion, nous conserverons, mais à regret, au cours de cet exposé, les termes apogamie et apomixie, avec le sens que leur donne WINKLER dans son important travail sur la parthénogénèse et l'apogamie dans le règne végétal.

DIVERS MODES DE REPRODUCTION ASEXUELLE CHEZ LES VÉGÉTAUX

La multiplication asexuelle peut se réaliser de diverses manières : 1^o la propagation végétative; 2^o l'apogamie; 3^o la parthénogénèse proprement dite.

Propagation végétative. Dans ce mode asexuel de multiplication, la fécondation est remplacée par des stolons, des bulbilles, la viviparie et autres phénomènes de multiplication végétative. On peut rattacher à ce mode de reproduction la formation adventive d'embryons, aux dépens des cellules du nucelle, qu'on trouve chez quelques plantes, et en particulier chez *Coelebogyne ilicifolia* (BRAUN 1860). Dans ces divers cas, il y a toujours production asexuelle de sporophytes aux dépens de sporophytes, ou de gamétophytes aux dépens de gamétophytes. Le sens que nous donnons au mot « apogamie » laisse tous ces cas en dehors de notre sujet. L'embryogénèse nucellaire de *Coelebogyne ilicifolia* ne diffère de la production de bourgeons adventifs, par exemple, qu'en ce qu'elle a lieu à l'intérieur du macrosporange, et par la ressemblance morphologique des pousses avec de vrais embryons.

Apogamie. — Nous entendons par apogamie la production asexuelle d'un sporophyte aux dépens des cellules ordinairement végétatives d'un gamétophyte.

WINKLER (1908) voit dans ce phénomène deux modalités.:

a) L'apogamie somatique;

b) L'apogamie générative.

Apogamie somatique. — Cette modalité existe, lorsque la cellule ou les cellules du gamétophyte qui fournissent le sporophyte possèdent dans leurs noyaux le nombre diploïde de chromosomes (Euapogamie de FARMER et DIGBY [1907]).

Apogamie générative. — Ce type d'apogamie est réalisé, quand les cellules du gamétophyte qui doivent fournir le sporophyte, possèdent le nombre haploïde de chromosomes (Euapogamie méiotique de FARMER et DIGBY [1907]).

Parthénogénèse proprement dite. — On donne le nom de par-

thénogénèse à la production d'un sporophyte aux dépens d'une oosphère non fécondée. Comme pour l'apogamie, on distingue deux modalités :

a) La parthénogénèse somatique;

b) La parthénogénèse générative.

Parthénogénèse somatique. — Cette modalité existe, lorsque l'oosphère qui doit donner naissance au sporophyte possède un noyau diploïde (Parthénapogamie de FARMER et DIGBY [1907]).

Parthénogénèse générative. — Ce type de parthénogénèse est réalisé quand le noyau de l'oosphère est haploïde.

Nous rappellerons brièvement ici qu'il est parfois difficile, et même impossible, de décider s'il s'agit d'apogamie ou de parthénogénèse, car il n'est pas toujours possible de distinguer avec certitude l'oosphère au sein du gamétophyte (Voir p. 7).

STRASBURGER (1907 p. 170) n'admet l'existence de la parthénogénèse, que lorsqu'un noyau haploïde apte à être fécondé est le point de départ du développement de l'embryon. Pour ce savant, la parthénogénèse est donc toujours générative.

DANGEARD et d'autres auteurs considérant les fusions nucléaires de l'asque, de la baside, de la jeune téléospore des Urédinées, comme des phénomènes sexuels, nous devons étudier dans ce travail, malgré l'existence d'opinions différentes, les cas où ces fusions nucléaires n'ont pas lieu, et où, malgré cela, le développement peut s'effectuer d'une façon normale, au moins en apparence.

Coexistence des divers modes de reproduction. — L'existence d'un mode de reproduction n'exclut pas en principe dans une espèce, ni chez un même individu, l'existence simultanée d'un autre mode. Ainsi, l'amphimixie peut être combinée avec toutes les subdivisions de l'apomixie. La propagation végétative est fréquemment associée avec les divers autres modes de reproduction. Cependant, l'apogamie et la parthénogénèse n'existent qu'exceptionnellement à côté l'une de l'autre (Ex. : *Alchemilla sericata*), tandis que l'amphimixie et la parthénogénèse sont plus souvent réunies (Ex. : *Thalictrum purpurascens*).

CHAPITRE II

La Parthénogénèse proprement dite

La parthénogénèse réside dans la naissance d'un sporophyte, aux dépens d'une cellule ordinairement sexuelle non fécondée.

On distingue dans ce phénomène deux modalités : la parthénogénèse générative et la parthénogénèse somatique, suivant que l'oosphère qui se développe en sporophyte possède un noyau haploïde ou un noyau diploïde.

Les cas connus de parthénogénèse vraie sont aujourd'hui assez nombreux, mais elle doit cependant être toujours considérée comme un fait exceptionnel. D'autre part, on peut dans certains cas déterminer la parthénogénèse, chez des plantes normalement amphimixiques, en réalisant expérimentalement des conditions particulières.

Pour savoir si, chez une plante déterminée, la parthénogénèse existe, est possible ou non, l'emploi des méthodes expérimentales et cytologiques est absolument nécessaire. Ainsi, le Pissenlit, fréquemment visité et pollinisé par les insectes, est habituellement parthénogénétique. Beaucoup de plantes que nous croyons et qui sont régulièrement pollinisées, peuvent être parthénogénétiques (ou apogames). L'observation du phénomène intime de la fécondation peut seule nous apprendre, avec exactitude, si une plante est réellement amphimixique.

A) PARTHÉNOGÉNÈSE SOMATIQUE

WINKLER (1908) désigne sous le nom de parthénogénèse somatique la production d'un embryon aux dépens d'une oosphère non fécondée et dont le noyau est diploïde. Pour expliquer l'exis-

tence du nombre diploïde de chromosomes dans le noyau de l'osphère, cet auteur a recours aux deux hypothèses suivantes : 1^o la parthénogénèse somatique pourrait être combinée à l'aposporie, c'est-à-dire à la production d'un gamétophyte par une cellule normale de sporophyte, ce qui supprime le stade spore, et par conséquent la réduction chromatique; 2^o les gamétophytes naîtraient normalement de spores; mais de spores dont le développement s'est effectué sans réduction chromatique.

Les cas de parthénogénèse qu'on rencontre chez les plantes, au moins chez les Cryptogames vasculaires supérieures et les Phanérogames, se rangent presque tous dans la modalité somatique. Ceci vient de la prédominance de la partie du développement de la plante correspondant au sporophyte, sur celle qui correspond au gamétophyte; et il est peut-être moins anormal, dit WINKLER (1908), de voir la génération haploïde très courte recevoir le nombre diploïde, que de voir la génération diploïde dont le développement prédomine si nettement, recevoir le nombre haploïde de chromosomes.

Cependant, WINKLER (1908 p. 72) pense qu'on ne doit pas exagérer la valeur théorique du nombre de chromosomes dit normal pour la génération considérée, car, dit-il, chez des formes absolument typiques, la génération fortement développée et prédominante peut aussi bien végéter avec le nombre anormal de chromosomes, que la génération morphologiquement moins développée. L'existence anormale de noyaux diploïdes dans le gamétophyte (tige feuillée) des Mousses nées aposporiquement (Voir p. 73), et l'existence anormale de noyaux haploïdes dans le sporophyte (tige feuillée) des Fougères présentant l'apogamie générative (Voir p. 45), plaident en faveur de l'opinion de WINKLER.

THALLOPHYTES ET MUSCINÉES

Parmi les Thallophytes et les Muscinées, on ne connaît pas de cas de parthénogénèse réalisant avec certitude la modalité somatique.

FILICINÉES

Parmi les Fougères, on trouve plusieurs cas de parthénogénèse somatique : *Athyrium Filix-fœmina* var. *clarissima* BOLTON ; *Scolopendrium vulgare* var. *crispum Drummondæ* ; et probablement *Athyrium Filix-fœmina* var. *conglomeratum* STANSFIELD, d'après

FARMER et DIGBY (1907). On trouve aussi : *Marsilia Drummondii* R. BR., d'après SCHAW (1897) et STRASBURGER (1897).

Athyrium Filix-fœmina var. *clarissima* produit aposporiquement, selon DRUERY (1901) (1), des prothalles, aux dépens de l'extrémité des pinnules, ou dans le voisinage des sores dont les sporanges sont constamment stériles. Sur ces prothalles naissent des embryons très nombreux qui, sans exception, proviennent des oosphères contenues dans des archégones typiques. Les anthéridies et les anthérozoïdes sont aussi de forme normale, et sont entièrement semblables aux mêmes organes chez *Athyrium Filix-fœmina* nettement amphimixique. Les anthérozoïdes ont une mobilité et une sensibilité chimiotactique normales, et pénètrent dans le col de l'archégone. Cependant, la fécondation n'a jamais lieu, car l'anthérozoïde ne pénètre jamais dans l'œuf lui-même, et l'influence des éléments mâles, si elle est réelle, consisterait en une simple excitation exercée à distance.

FARMER et DIGBY n'ayant pas réussi à observer isolément des prothalles purement femelles, l'inutilité des anthérozoïdes et l'existence réelle de la parthénogénèse ont besoin de confirmation. Cependant, un fait qui paraît lever tous les doutes, réside dans le nombre des chromosomes contenus dans le noyau de l'œuf au moment de sa première division. Ce nombre n'a pas changé, il est le même que dans les autres noyaux du prothalle, ce qui serait impossible dans le cas d'une fécondation. Le nombre des chromosomes, qui est de 84 environ, se retrouve dans toutes les cellules du prothalle (gamétophyte) et dans toutes les cellules du sporophyte. Il reste donc le même pendant toute la durée du développement, et il ne se produit pas de réduction chromatique.

Nous avons donc, dans le présent exemple, un sporophyte pourvu du nombre de chromosomes normal pour lui, et un gamétophyte pourvu du nombre de chromosomes anormal pour lui. De plus, le gamétophyte ne réalise aucune réduction du nombre des chromosomes dans la production des cellules sexuelles. On doit noter aussi que l'embryon provient toujours d'une oosphère, jamais d'une autre cellule du prothalle, et qu'il est, par conséquent, toujours d'origine parthénogénétique, jamais d'origine apogame. FARMER et DIGBY ont établi, de plus, que dans le prothalle entier il ne se produit aucune fusion nucléaire.

Athyrium Filix-fœmina var. *conglomeratum* STANSFIELD paraît

(1) Cité par WINKLER (1908).

se comporter exactement de la même manière; mais FARMER et DIGBY (1907), n'ont pas réussi à observer d'une façon précise l'origine du sporophyte.

FARMER et DIGBY (1907), ont établi d'une façon à peu près certaine que, chez *Scolopendrium vulgare* var. *crispum* Drummondæ, le sporophyte naît de l'oosphère non fécondée. Dans cette plante, il se produit par aposporie, sur le bord de la feuille, de nombreux prothalles qui donnent des anthéridies et des archégones typiques. Cependant, la fécondation n'a jamais lieu, et elle est même souvent impossible, parce que l'œuf, avant l'ouverture du col de l'archégone, s'entoure parfois d'une membrane. L'embryon se développe aux dépens de l'oosphère non fécondée. De plus, la réduction chromatique n'a lieu à aucun stade du développement, et les 80 à 100 chromosomes contenus dans tous les noyaux représentent très vraisemblablement le nombre diploïde, car les noyaux de *Scolopendrium vulgare* typique ont : 1° dans le sporophyte, 64 chromosomes; 2° dans le gamétophyte, 32 chromosomes.

Marsilia Drummondii R. BR. se comporte essentiellement comme les Polypodiacées dont il vient d'être question.

SHAW (1897) a, le premier, observé dans cette plante que « plus de 50 % des prothalles femelles isolés produisaient des embryons, alors que 69 % au plus de ceux qui étaient mêlés avec des prothalles mâles produisaient des embryons ». Les résultats publiés par SHAW déterminèrent NATHANSOHN (1900) à choisir les Marsiliacées pour tenter, chez des plantes normalement amphimixiques, la production artificielle de la parthénogénèse. Ce dernier expérimentateur aurait réussi à atteindre son but, chez *Marsilia vestita* et quelques autres espèces; mais STRASBURGER (1907 p. 141) n'a pas pu confirmer ces observations. Nous devons en conclure qu'à l'exception de *Marsilia Drummondii*, les espèces de *Marsilia* sont obligatoirement amphimixiques. STRASBURGER (1907) a examiné *Marsilia elata*, *hirsuta*, *nardus*, *quadrifoliata* et *vestita*. *Marsilia macra* seule se comporte peut-être, d'après STRASBURGER, comme *Marsilia Drummondii*.

NATHANSOHN (1900) aurait pu constater aussi l'existence de la vraie parthénogénèse chez *Pilularia*; mais SADEBEK (1898) aurait observé chez cette plante la formation adventive d'embryons. Quoiqu'il en soit, il faut noter les observations d'ARCANGELI (1876) qui a établi expérimentalement que, lorsque les oosphères du prothallé de *Pilularia* ne sont pas fécondées, il se forme des sortes de propagules, tandis que les oosphères périssent sans avoir même ma-

nifesté un commencement de développement. Nous décrirons donc seulement le cas de *Marsilia Drummondii*, d'après les données de STRASBURGER (1907).

La numération des chromosomes, faite par STRASBURGER chez

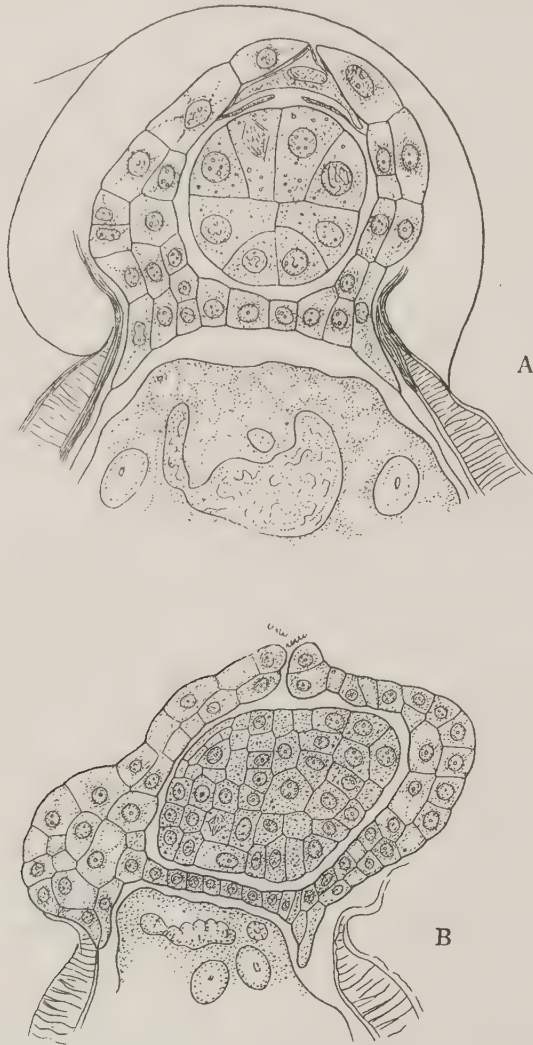


Fig. 1. — A, *Marsilia Drummondii*; embryon parthénogénétique; B, *Marsilia vestita*: embryon d'origine sexuelle. En A, la cellule du canal est conservée; en B, le col de l'archégone est ouvert (d'après STRASBURGER).

quelques espèces amphimixiques de *Marsilia*, a toujours conduit au chiffre 16 pour le gamétophyte, et au chiffre 32 pour le sporophyte. Au contraire, chez *Marsilia Drummondii*, les noyaux du

prothalle et des jeunes sporophytes possédaient toujours le même nombre de chromosomes, et ce nombre s'élevait à 32. On doit en conclure que le cycle entier du développement de *Marsilia Drummondii* est parcouru avec le nombre diploïde de chromosomes, et que l'embryon provenant toujours d'un œuf non fécondé, nous sommes en présence d'un cas de parthénogénèse somatique typique. La fécondation n'est pas possible chez *Marsilia Drummondii*, car le col de l'archégone ne s'ouvre pas (fig. 1). Quant au développement de l'embryon parthénogénétique, il s'effectue exactement comme celui de l'embryon d'origine sexuelle.

Chez *Marsilia Drummondii*, la réduction chromatique n'a pas lieu pendant le développement des spores. Le prothalle naît d'une spore et non par aposporie, mais d'une spore dont le noyau est diploïde et par conséquent anormal. La réduction chromatique n'ayant pas lieu au moment de la formation des cellules sexuelles, il en résulte que les noyaux demeurent diploïdes dans les cellules embryonnaires.

Les noyaux des cellules-mères des spores présentent un commencement de division de réduction, car le stade « synapsis » s'établit régulièrement; mais il y a ensuite retour à la karyokinèse typique, c'est-à-dire sans réduction chromatique. Ceci s'applique aussi bien au développement des macrospores qu'à celui des microspores.

STRASBURGER (1907 p. 159) a observé fréquemment dans la formation des microspores, et parfois dans la formation des macrospores, des fuseaux normaux ou plus ou moins irrégulièrement hétérotypiques. Ce savant considère, par suite, comme possible, « que des sporocarpes développés contiennent des macrospores haploïdes à côté des macrospores diploïdes. En supposant, de plus, que des plantes ainsi formées produisent aussi des microspores aptes à la germination, on peut concevoir la production simultanée de jeunes plantes nées par apogamie, et de jeunes plantes d'origine sexuelle ».

PHANÉROGAMES

Tous les cas de parthénogénèse exactement connus chez les Phanérogames appartiennent à la modalité somatique.

La production des gamétophytes à noyaux diploïdes, chez les Phanérogames, peut être réalisée de deux façons: 1^o par l'absence de division de réduction dans la formation des spores; 2^o par l'aposporie. Mais l'aposporie est rarement combinée à la parthénogénèse somatique; c'est l'absence de réduction chromatique qui est le plus

répandue chez les Phanérogames. Il y a là une certaine opposition entre les Phanérogames et les Filicinées.

Genre *Wikstrœmia*. — La parthénogénèse somatique existe chez une Thyméléacée : *Wikstrœmia indica* (L.) C. A. MEY. Cet arbuste, étudié par WINKLER (1904, 1906), est très répandu dans la région indo-malaise. Il fleurit toute l'année et fructifie abondamment, bien que le pollen normal soit très rare. Ce pollen ne germe ni sur le stigmate, ni dans l'eau, ni dans les solutions nutritives, ni dans la macération de stigmates. Des expériences de castration ont montré que les fruits se forment sans coopération de l'élément mâle, et l'examen cytologique a établi que l'embryon naît de l'oosphère. Il s'agit donc d'une véritable parthénogénèse.

WINKLER a constaté que, dans le développement des microspores, la réduction chromatique est très rare. Le plus souvent même apparaissent des troubles du développement, qui aboutissent à la résorption des cellules-mères des microspores. Quant à la cellule-mère primordiale du sac, elle devient directement macrospore, puis gamétophyte (sac embryonnaire), sans subir de division en tétrade. La suppression de la tétrade entraîne la suppression de la division de réduction, de sorte que les noyaux de la macrospore et du gamétophyte sont pourvus du nombre diploïde (52) de chromosomes. Ce nombre reparait donc aussi dans l'embryon qui se développe aux dépens de l'oosphère non fécondée. Les semences sont aptes à la germination.

Il s'agit donc ici d'un cas de parthénogénèse somatique, analogue à celui que nous étudierons plus loin dans le genre *Taraxacum*.

Genre *Thalictrum*. — Parmi les Renonculacées, le genre *Thalictrum* contient des espèces parthénogénétiques. DAY (1896) observa que des pieds purement femelles de *Thalictrum Fendleri* portaient d'abondantes semences en l'absence de pieds mâles de la même espèce, et même de toute autre espèce de *Thalictrum*. Ces semences étaient aptes à la germination, et donnaient une descendance partie mâle partie femelle. DAY conclut à l'existence de la parthénogénèse, sans prévoir toutefois la possibilité de la naissance d'embryons adventifs dans le nucelle. L'étude cytologique seule, pourra fournir la précision désirable dans ce cas particulier. D'après WINKLER (1908), on doit cependant considérer l'existence de la parthénogénèse comme vraisemblable, malgré les observations de LOEW (*Manuel* de KNUTH, t. III, p. 301). LOEW fait en effet remarquer que les

résultats obtenus par DAY ne prouvent pas l'existence de la parthénogénèse, si *Thalictrum Fendleri* est réellement polygame. Mais OVERTON (1902, 1904), faisant l'étude des ovaires d'une plante rigoureusement dioïque, a montré que cette espèce est, au moins partiellement, parthénogénétique. Les plantes mises en serre, dans des conditions qui excluent absolument la pollinisation, donnèrent des semences aptes à la germination, dont l'embryon provenait de l'oosphère. Mais l'examen cytologique, pratiqué simultanément sur des fleurs femelles cueillies en plein air dans des stations naturelles, prouva que la vraie fécondation et la parthénogénèse peuvent coexister sur un même pied. La parthénogénèse doit être considérée ici comme facultative.

La formation des microspores s'accomplit, chez *Thalictrum purpurascens*, d'une manière absolument normale, et les grains de pollen sont aptes à germer. De plus, la division de réduction a lieu, et elle réduit le nombre diploïde (24) de chromosomes, au nombre haploïde (12) (fig. 2).

La formation du sac embryonnaire est également précédée de la division de réduction, de sorte que les quatre macrospores superposées et le gamétophyte (sac embryonnaire) né de la macrospore la plus interne, possèdent dans leurs noyaux le nombre haploïde de chromosomes.

Mais on rencontre des ovules où le développement diffère de celui qui vient d'être décrit, par l'absence de réduction chromatique au cours de la division en tétrade; de sorte que le sac embryonnaire résultant de la germination de la macrospore la plus interne est pourvu de noyaux diploïdes. Le sporophyte et le gamétophyte ont tous les deux le nombre diploïde de chromosomes, c'est-à-dire, dans ce cas, 24.

OVERTON (1904 p. 278) écrit : « J'ai pu observer souvent, sur des plantes femelles pollinisées, dans le micropyle, et même en contact avec l'oosphère, des tubes polliniques. J'ai pu assister aussi à la fécondation du noyau secondaire du sac par l'un des deux noyaux mâlés; mais je n'ai pas de préparation montrant la fécondation de

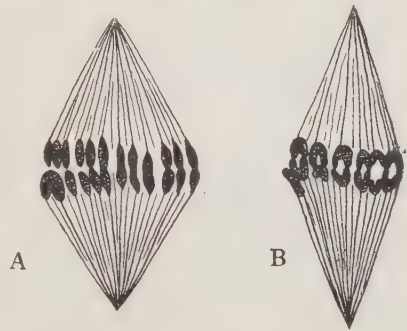


Fig. 2. — *Thalictrum purpurascens*. — A, fuseau à 24 chromosomes (dont 12 visibles) de la division anormale qui fournit l'oosphère parthénogénétique; B, fuseau à 12 chromosomes (dont 6 visibles) de la division normale de la cellule-mère du sac (d'après OVERTON).

l'oosphère. Pour cette raison, je ne peux pas soutenir positivement que la fécondation est toujours nécessaire au développement normal de l'embryon; cependant, toutes les observations se rapportant aux plantes vivant à l'air libre, ne permettent pas de mettre en doute l'existence de la fécondation, lorsque l'oosphère possède le nombre réduit de chromosomes. »

Nous sommes donc ici en présence du fait très remarquable que, chez la même espèce, on rencontre de nombreuses fleurs amphimixiques et de nombreuses fleurs présentant la parthénogénèse somatique. OVERTON (1902 p. 273) écrit que des plantes protégées contre la pollinisation « fournirent exactement le même nombre de semences par plante, que celles qui avaient poussé en plein champ et qui avaient été fécondées ». Ces faits, cités par OVERTON, tendent à montrer que, dans le présent exemple, les fleurs parthénogénétiques fournissent seules des graines, ou que le nombre des fleurs amphimixiques est le même que celui des fleurs parthénogénétiques. Mais, dans ce dernier cas, la parthénogénèse n'existerait qu'en l'absence de fécondation.

Plusieurs autres espèces de *Thalictrum* sont peut-être aussi parthénogénétiques. Elles ne le sont pas toutes, car DAY et OVERTON ont constaté chez *Thalictrum dioicum* la nécessité de la fécondation.

Genre *Alchemilla*. — MURBECK (1901) annonçait en 1901 l'existence de la parthénogénèse dans le grand genre *Alchemilla*, de la famille des Rosacées. Cet auteur avait déjà montré que, chez de nombreuses Alchimilles du nord et du centre de l'Europe, l'embryon naît et parvient à un développement complet, sans fécondation préalable. Une étude approfondie permit à MURBECK de constater que l'embryon naît de l'oosphère. STRASBURGER (1904) confirma les données de MURBECK dans tout ce qu'elles ont d'essentiel, et les compléta sur de nombreux points. La description que nous allons donner des espèces parthénogénétiques de ce genre s'appuie sur les travaux de MURBECK et de STRASBURGER. HEGELMAIER (1906), dans son travail sur les Alchimilles du Jura, n'a apporté aucun fait intéressant essentiellement ce sujet.

La parthénogénèse est très répandue dans le genre *Alchemilla*. Les espèces parthénogénétiques appartiennent à peu près exclusivement aux hautes stations alpestres; ce sont : *Alch. pentaphylla*, *A. gelida*, *A. glacialis*, *A. grossidens* et d'autres.

Le sac embryonnaire des Alchimilles contient un gamétophyte de constitution entièrement normale. L'embryon se développe aux

dépens de l'oosphère, sans que la fécondation et même sans que la pollinisation aient précédé. L'albumen se développe aussi parthénogénétiquement (fig. 3 et 4).

B



Fig. 3. — *Alchemilla acutangula*. — Développement parthénogénétique de l'embryon A, coupe longitudinale d'un jeune carpelle; B et C, nucelle montrant la différenciation de la cellule-mère du sac; D, coupe longitudinale d'un ovule presque mûr; les bords du tégument interne *ti*, soudés, ont comblé l'ouverture micropylaire; *nu*, nucelle; E, quatre sacs embryonnaires *se*; *nu*, nucelle; F et G représentent deux sacs embryonnaires contenant chacun un embryon parthénogénétique (d'après MURBECK).

Fig. 4. — *Alchemilla sericata* RCHB. — Formation de deux embryons : l'un apogame, l'autre parthénogénétique, aux dépens d'une synergide et de l'oosphère (d'après MURBECK).

Alchemilla pastoralis présente, à côté de la parthénogénèse, l'embryogénèse nucellaire (fig. 5). Chez les Alchimilles restées sexuelles, le développement est analogue. La différence consiste en ce que, chez ces dernières, la réduction chromatique est conservée, et que l'embryon naît seulement après la pollinisation et après la fécondation de l'oosphère (fig. 6).

La réduction chromatique n'ayant pas lieu pendant la formation du sac embryonnaire des Alchimilles parthénogénétiques, il s'en-

suit que le sporophyte et le gamétophyte possèdent le même nom-

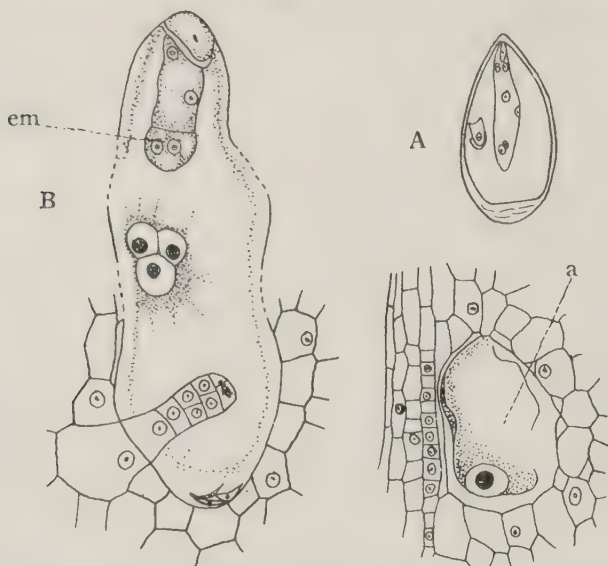


Fig. 5. — A, coupe d'un ovule d'*Alchemilla acutangula* montrant le sac embryonnaire central, et une très grosse cellule dans le nucelle représentée grossie en a (gr. : 150); B, *Alchemilla pastoralis*, sac embryonnaire contenant une oosphère en voie de division parthénogénétique em; trois noyaux polaires; trois antipodes en voie de résorption, et une cellule du nucelle bourgeonnant dans le sac embryonnaire (d'après MURBECK).

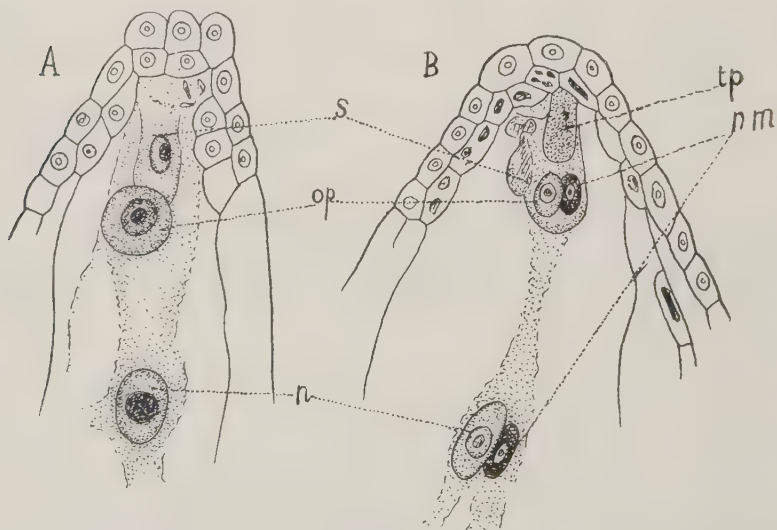


Fig. 6. — *Alchemilla pentaphylla*. — A et B : op, oosphère; s, synergide; n, noyau secondaire; tp, tube pollinique; nm, gamètes mâles (d'après STRASBURGER).

bre de chromosomes. Ce nombre, 64, pour toutes les Alchimilles

parthénogénétiques, représente sans doute le nombre diploïde, car chez les *Alchimilles* restées amphimixiques, où la réduction chromatique a encore lieu, on a pu constater que le nombre haploïde est 32, le nombre diploïde 64. Nous sommes donc ici en présence d'un cas de parthénogénèse somatique.

STRASBURGER (1904 p. 108) remarque qu'un grand nombre d'*Alchimilles* laissent voir, dans un tiers au moins des préparations, des semences rabougries ou déformées. La formation des grains de pollen est plus troublée encore; elle n'a lieu, normalement, que chez les espèces restées sexuelles. Ailleurs, on trouve les degrés les plus variés de malformation pollinique, depuis l'avortement des cellules-mères avant la première division, jusqu'à la production, par la voie ordinaire, de grains de pollen stériles et de forme anormale. Ces grains de pollen peuvent même présenter des différences, pour des pieds appartenant à la même espèce.

Genre *Antennaria*. — C'est chez *Antennaria alpina* que JUEL (1898) a découvert le premier cas certain de parthénogénèse parmi les Phanérogames. Cependant, KERNER (1876) prouva expérimentalement que cette plante dioïque est capable, en dehors de toute pollinisation, de produire des semences.

L'observation de la fleur a aussi fait supposer l'existence de la parthénogénèse chez cette plante. LOEW (1894 p. 111) remarque que *Antennaria alpina* est « probablement parthénogénétique, car la plante fructifie en de nombreux endroits, et on ne connaît pas les fleurs mâles (VAHL, LANGE, WARMING). HARTMAN décrit cependant des plantes mâles, d'après des exemplaires récoltés par LAESTADIUS en 1842 ». Ces indications ne démontraient pas l'existence de la parthénogénèse, car on pouvait supposer aussi bien la formation d'embryon adventif, analogue à celle qui est décrite dans les divers ouvrages classiques pour *Cælebogyne ilicifolia* (BRAUN, 1860).

La croyance à la vraie parthénogénèse se fortifie seulement en 1898, à la suite de la communication de JUEL (1898). Au cours de cette même année, GREENE (1898) signale qu'*Antennaria plantaginifolia* est parthénogénétique, fait qui reste encore à confirmer.

Un peu plus tard, NELSON (1902 p. 115) émit l'idée que quelques espèces américaines du genre *Antennaria* pourraient bien être parthénogénétiques, comme *A. alpina*. Cette hypothèse a été vérifiée par LEAVITT et SPALDING (1905), pour *A. fallax* et *A. neodioica*. Ces mêmes auteurs supposent l'existence de la parthénogénèse dans deux autres espèces : *A. canadensis* et *A. Parlinii*. Il est donc certain

que dans le genre *Antennaria* la parthénogénèse n'est pas limitée à *A. alpina*. D'autre part, il est certain que toutes les espèces ne sont pas devenues parthénogénétiques. Ainsi, *Antennaria dioica*, étudiée avec soin par JUEL, comme terme de comparaison, est restée normalement amphimixique (fig. 7 A).

JUEL a pu examiner quelques-uns des rares pieds mâles d'*Anten-*



Fig. 7. — A, *Antennaria dioica*. — Formation sexuelle normale d'embryon. 1, sac embryonnaire mûr pour la fécondation, multiplication des antipodes; 2, embryon bi-cellulaire et restes de tube pollinique dans le micropyle. — B, *Antennaria alpina*. — Formation parthénogénétique d'embryon. 1, sac embryonnaire adulte avec les noyaux polaires accolés; 2, l'osphère commence à croître, pas de trace de tube pollinique dans le micropyle; 3, embryon bi-cellulaire (d'après JUEL).

naria alpina. Il a constaté que leurs sacs polliniques étaient, sinon stériles, du moins très peu fertiles. Comme chez le plus grand nombre des autres Phanérogames parthénogénétiques, et comme chez *Marsilia Drummondii*, le développement des microspores ne s'accomplit pas normalement.

La formation des macrospores s'effectue normalement chez *A. dioica*, qui est amphimixique. La cellule-mère primordiale donne,

avec réduction chromatique, quatre cellules-filles disposées en file, dont la basale, la plus grande, refoule les trois autres cellules et donne le sac embryonnaire. Chez *A. alpina*, la formation des macrospores est différente. La production des quatre cellules-filles n'a point lieu, et la cellule-mère se transforme directement en macrospore. Par suite, la réduction chromatique, qui s'accomplit d'ordinaire à ce moment, fait défaut, et le gamétophyte est pourvu de noyaux exclusivement diploïdes. La pollinisation et la fécondation n'ont jamais lieu, et l'oosphère se développe en embryon comme l'indique la figure 7 B. C'est donc un cas de parthénogénèse typique.

Les noyaux polaires du sac ne s'unissent pas en un noyau secondaire, mais ils se divisent pour produire l'albumen, qui est ainsi de nature parthénogénétique.

Il est impossible, actuellement, de dire si nous sommes en présence de la modalité somatique ou de la modalité générative, car nous ne savons pas si la réduction chromatique a lieu ou manque, dans le développement des microspores.

Genre *Taraxacum*. — Parmi les Composées, le genre *Taraxacum*, considéré longtemps comme obligatoirement amphimixique, présente de nombreuses espèces parthénogénétiques. ANDERSSON et HESSELMAN (1900 p. 15) soupçonnent l'existence de la parthénogénèse dans une espèce des îles Spitzberg. RAUNKJÆR (1903) eut le mérite de démontrer que 12 espèces au moins de *Taraxacum* peuvent produire, sans pollinisation préalable, des semences aptes à la germination. Ce même auteur observa la formation de fruits, sur des pieds purement femelles et isolés (*T. Ostenfeldii*, *T. paludosum*), ainsi que sur des pieds hermaphrodites dont les capitules très jeunes avaient été châtrés, en enlevant tous les stigmates et toutes les anthères, au moyen d'une section pratiquée au-dessus de l'ovaire. Les fleurs supportèrent cette castration sans périr, et donnèrent des akènes ne différant des fruits normaux que par la moindre régularité de forme de l'aigrette.

Chez les 12 espèces examinées au moins, la fécondation semble ne pas se produire, et RAUNKJÆR soupçonne que toutes les espèces du genre sont ordinairement parthénogénétiques. Mais de nouvelles recherches sont nécessaires, surtout à cause de l'existence d'hybrides décrits par HANDEL-MAZETTI (1907) dans sa monographie du genre *Taraxacum*.

La production de fruits et de graines par la voie apomixique

étant établie, il restait à supposer la formation adventive d'embryon.

La production de l'embryon aux dépens de l'oosphère non fécondée, la parthénogénèse, fut mise en évidence sur des fleurs châtrées de *Taraxacum officinale* par KIRCHNER (1904 p. 87), et par MURBECK (1904 p. 287) avec plus de détails chez *Taraxacum vulgare* (Lam.) RAUNK. et *T. speciosum* RAUNK. qui croissent à l'état sauvage dans le jardin botanique de LUND.

JUEL (1904, 1905) a montré que la production des quatre macrospores superposées n'est pas accompagnée de la réduction chromatique, de sorte que les noyaux du gamétophyte possèdent le nombre diploïde de chromosomes (28). La division de réduction s'effectue dans le développement des cellules-mères définitives du pollen, dont les noyaux deviennent haploïdes.

Genre *Hieracium*. — RAUNKIÆR et OSTENFELD (1903), encouragés par les résultats obtenus dans l'étude de *Taraxacum*, étendirent leurs recherches à de nombreux autres genres de Composées. Mais ils n'obtinent de résultats positifs que dans le genre *Hieracium*. Dans vingt espèces différentes de ce genre, il se forma des fruits abondants, après castration des capitules au moyen de la méthode décrite à propos du genre *Taraxacum*. L'expérience a été renouvelée par KIRCHNER (1904 p. 87) chez *Hieracium aurantiacum*, et par MURBECK (1904 p. 291) chez *H. grandidens*, *H. serratifrons* et *H. colophyllum* : l'examen cytologique montra que l'embryon provient toujours de l'oosphère. Selon OSTENFELD (1904), les semences formées par les fleurs châtrées sont aptes à germer. OVERTON aurait, d'après STRASBURGER (1904 p. 117), répété les expériences de OSTENFELD et RAUNKIÆR, et obtenu les mêmes résultats.

Les publications relatives à l'existence de la parthénogénèse chez les *Hieracium*, éveillèrent un intérêt particulier à cause de l'existence d'hybrides dans ce genre (1). Ces hybrides ayant été obtenus expérimentalement par MENDEL lui-même, on ne peut douter de leur existence. En outre, OSTENFELD (1904) obtint un hybride : *H. pilosella* $\times$ *H. aurantiacum* ; et un peu plus tard (1906), ce même auteur put signaler l'hybridation chez des espèces capables de produire, sans fécondation, des semences aptes à germer. Le plus grand nombre des espèces du genre *Hieracium* furent reconnues parthénogénétiques. Cependant, quelques espè-

(1) ZAHN, 1904; CORRENS, 1905.

ces : *H. auricula* et *H. umbellatum*, sont restées amphimixiques. CORRENS signala (1905 p. 250) la possibilité de la coexistence, sur un même capitule, de la parthénogénèse et de l'amphimixie, en s'appuyant d'abord sur la découverte d'OVERTON signalée plus haut (p. 21), à propos de *Thalictrum purpurascens*, et sur l'observation suivante qui est due à MENDEL : « Un capitule d'*Hieracium*, qui a produit parthénogénétiquement des fruits *a* capables de germer, produit, après pollinisation de tous les stigmates par du pollen étranger, des semences *a* et *b* capables de germer, et parmi lesquelles *a* donne la plante-mère, *b* l'hybride. »

C'est ROSENBERG (1906, 1907) qui a fait connaître comment les choses se passent. Nous allons décrire brièvement l'état de nos connaissances actuelles sur la reproduction des *Hieracium*. Pour donner de la clarté à cet exposé, nous considérerons d'abord les espèces amphimixiques, puis les Hiéraciées apomixiques où nous devons distinguer : 1^o la parthénogénèse somatique ; 2^o les cas où la parthénogénèse est combinée à l'aposporie. Ces trois groupes présentent de nombreux termes de passage, car certaines espèces appartiennent à la fois à deux et même aux trois groupes.

Espèces amphimixiques. — Nous serons bref, au sujet des Hiéraciées amphimixiques. ROSENBERG (1907 p. 148 et 150), dans ses numérations de chromosomes pour les noyaux diploïdes du sporophyte et pour les noyaux haploïdes du gamétophyte, obtint les chiffres suivants : 18 et 9 pour *H. auricula* ; 14 et 7 pour *H. venosum*. D'après JUEL (1905), *H. umbellatum* aurait 18 chromosomes dans les noyaux diploïdes, et 9 dans les noyaux haploïdes.

Espèces apomixiques. — Dans ce groupe, *H. aurantiacum*, *H. excellens* et *H. flagellare* sont les mieux étudiées.

Le développement du pollen s'effectue normalement chez *H. flagellare* REICH. ; les noyaux des grains de pollen possèdent le nombre haploïde de chromosomes, soit 21. Chez *H. excellens* on ne trouve plus de pollen dans l'anthère développée. Le nombre haploïde de chromosomes paraît s'élever à 17 environ.

Chez *H. flagellare*, le développement du sac embryonnaire s'effectue normalement. La cellule-mère primordiale du sac, qui occupe tout l'espace limité par l'épiderme du nucelle, fournit, par deux divisions successives, quatre macrospores superposées, dont la plus interne devient le sac embryonnaire. La réduction chromatique ayant lieu au cours de ces divisions, le nombre diploïde de chromosomes (42) devient haploïde (21) dans les noyaux du sac embryonnaire, c'est-à-dire dans les noyaux du gamétophyte.

Cependant, dans beaucoup de cas, le processus normal du développement, chez *H. flagellare*, s'arrête après et souvent même avant la formation de la tétrade. Dans ce cas, c'est une cellule somatique du sporophyte (nucelle, région chalazienne ou tégument) qui fournit le sac embryonnaire.

La figure 8 donne une idée très nette de ce remarquable phéno-

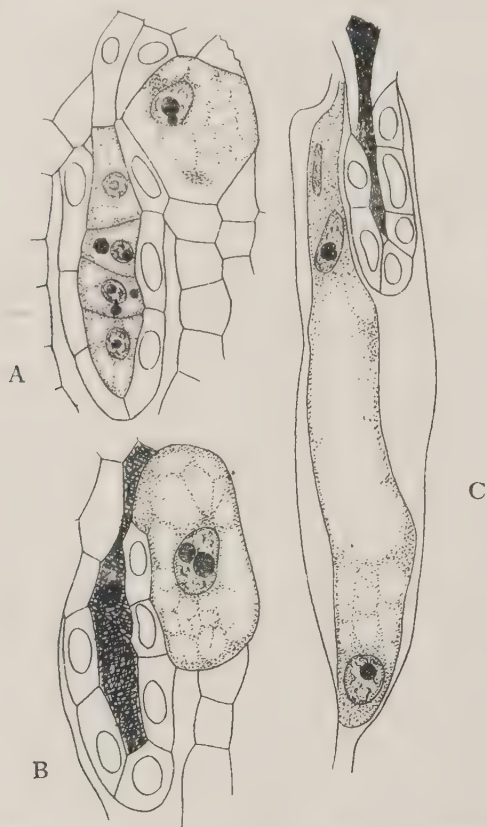


Fig. 8. — *Hieracium flagellare* (d'après ROSENBERG).

mène. En A, les quatre cellules-mères définitives (macrospores) superposées ont des caractères normaux; mais à côté de cette tétrade on trouve une cellule particulière plus grande. En B, cette dernière s'est agrandie, et est devenue en C le sac embryonnaire au stade de la première division du noyau, pendant que la tétrade est entrée en résorption. Le sac embryonnaire d'origine anormale continue son développement; les antipodes, les synergides et l'oo-sphère finissent de se différencier; les deux noyaux polaires se juxta-

posent pour s'unir intimement plus tard. L'oosphère se divise ensuite sans fécondation préalable.

ROSENBERG (1906 p. 159) voit dans cette évolution spéciale du sac un phénomène d'aposporie. En effet, le gamétophyte ne naît pas de la macrospore, mais d'une cellule végétative du sporophyte à noyau diploïde. Ceci entraîne l'existence anormale et exclusive de noyaux diploïdes dans le gamétophyte. Le noyau de l'oosphère étant également diploïde, nous sommes en présence d'un cas de parthénogénèse somatique combinée à l'aposporie.

Ainsi, le développement du sac embryonnaire de *Hieracium flagellare* peut suivre une voie absolument normale, et aboutir à la production de gamétophytes à noyaux haploïdes. Des fleurs amphimixiques et apomixiques se rencontrent à côté les unes des autres, non seulement chez un même individu, mais aussi dans un même capitule. Cependant, dans cette même espèce, les sacs embryonnaires d'origine aposporique sont beaucoup plus fréquents que les sacs d'origine normale.

Dans un même ovule, on peut observer deux sacs embryonnaires, nés, l'un d'une macrospore, l'autre par aposporie. Si l'oosphère du sac normalement développé est fécondée par du pollen d'une autre espèce d'*Hieracium* (*H. flagellare* ne mûrit pas son propre pollen), deux embryons peuvent se produire. La

figure 9 représente un cas de cette nature. En A, il y a deux sacs embryonnaires : l'un, à gauche, contient déjà un embryon et de l'albumen ; l'autre, qui est probablement d'origine macrosporique, ne contient ni embryon ni albumen, sans doute par suite du manque de fécondation. En B est représenté un stade plus avancé, où le sac embryonnaire typique non fécondé est entouré par l'albumen du sac né aposporiquement (ROSENBERG 1906).

Hieracium excellens se comporte comme *H. flagellare*. Le sac embryonnaire s'y développe aussi normalement ou par aposporie. Mais ici, les sacs embryonnaires normaux sont plus fréquents, ce qui explique la production d'hybrides par pollinisation



Fig. 9. — *Hieracium flagellare* (d'après ROSENBERG).

artificielle de *Hieracium excellens*, avec du pollen de *H. aurantiacum* (1). Il est probable que, dans ces cas, c'est bien le gamétophyte typique, à noyaux haploïdes, qui fournit l'embryon, bien que, comme WINKLER (1908 p. 91) l'observe, la fécondation de l'oosphère à noyau diploïde ne doive pas être considérée *a priori* comme impossible. Ce genre fournira peut-être d'excellents exemples pour l'étude de ce point particulier.

On trouve, chez *H. excellens*, un troisième mode de naissance du sac embryonnaire. La cellule-mère primordiale se divise seulement une fois, et les deux noyaux-filles contiennent le nombre diploïde de chromosomes. Le gamétophyte qui prend naissance est pourvu de noyaux diploïdes. Il y a donc, dans ce cas, suppression de la réduction chromatique.

Les sacs embryonnaires de *H. aurantiacum* sont presque toujours d'origine aposporique, et se forment habituellement aux dépens d'une cellule épidermique du nucelle.

Pour ROSENBERG (2), il existerait un autre mode, essentiellement différent, de formation du sac. Il ne se produirait pas de membrane entre les deux noyaux internes de la tétrade; puis ces deux noyaux normalement haploïdes fusionneraient entre eux. Le sac embryonnaire naîtrait aux dépens de cette nouvelle cellule. Si ces observations de ROSENBERG étaient confirmées, nous serions en présence d'un phénomène rappelant la pseudomixie et la parthénomixie.

La liste ci-dessous donne une idée de la répartition de la parthénogénèse somatique dans le règne végétal :

POLYPODIACÉES : *Athyrium Filix-fœmina* var. *clarissima* BOLTON et var. *conglomeratum* STANSFIELD; *Scolopendrium vulgare* var. *crispum* Drummondæ.

MARSILIACÉES : *Marsilia Drummondii* R. Br.

THYMÉLÉACÉES : *Wikstroemia indica* (L.) C. A. MEY.

RENONCULACÉES : *Thalictrum purpurascens*; *Th. Fendleri*.

ROSACÉES : *Alchemilla*.

COMPOSÉES : *Antennaria alpina*; *A. fallax*; *A. neodioica*; *Taraxacum*; *Hieracium*.

Les descriptions qui précèdent font ressortir les relations étroites qui existent, dans la production des microspores et des macrospores, entre la réduction chromatique et la formation de tétrades par deux divisions successives des cellules-mères primordiales. On ne peut

(1) OSTENFELD (1906).

(2) ROSENBERG (1907), p. 158.

cependant pas en conclure que la réduction chromatique n'a jamais lieu sans production de tétrade, et que les tétrades ne se forment jamais sans réduction chromatique. Ainsi, dans une même espèce, *Salix glaucophylla*, la cellule-mère primordiale peut, d'après CHAMBERLAIN (1897), se diviser une fois, deux fois, ou ne pas se diviser. Cependant, le noyau de la macrospore qui donne naissance au sac embryonnaire est toujours haploïde.

B) PARTHÉNOGÉNÈSE GÉNÉRATIVE

La parthénogénèse générative diffère de la parthénogénèse somatique, en ce que le sporophyte naît d'une oosphère non fécondée contenant, non plus le nombre diploïde, mais le nombre haploïde de chromosomes.

On peut théoriquement prévoir deux cas : 1^o le cycle entier du développement peut être parcouru sans variation dans le nombre de chromosomes; 2^o le développement de l'oosphère en sporophyte peut être accompagné d'un doublement apomixique du nombre des chromosomes.

On ne connaît pas encore d'exemples de la deuxième modalité de parthénogénèse générative chez les végétaux, mais on peut la considérer comme possible, car le règne animal la présente. KOSTANECKI (1904) a pu, en effet, provoquer le développement parthénogénétique des œufs de *Mactra* (Mollusque). Le noyau haploïde de ces œufs fournissait, en se divisant, deux noyaux diploïdes.

La première modalité de parthénogénèse générative est caractérisée par la nature constamment haploïde des noyaux, pendant toute la durée du développement. Le règne animal nous fournit, ici encore, des exemples remarquables, tels que la parthénogénèse expérimentale des œufs de quelques Échinodermes (1), et surtout la célèbre parthénogénèse des Abeilles (2).

CRYPTOGAMES VASCULAIRES ET PHANÉROGAMES

Parmi les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames, nous ne possédons aucun exemple certain de parthénogénèse générative. Elle existe seulement chez quelques Algues. Nous nous occuperons d'abord des importantes recherches de KLEBS (1896) sur la parthénogénèse expérimentale chez les Conjuguées et autres Algues.

(1) LOEB (1906); Y. DELAGE (1908).

(2) SIEBOLD (1856).

ALGUES

Conjuguées. Les données fournies par OLTMANNS (1906 p. 55), relatives à l'existence de la parthénogénèse chez les Mésotæniacées, sont encore incertaines. Mais nous avons sur les Zygnémacées, grâce à KLEBS (1896 p. 245), des travaux qui sont encore incomplets au point de vue cytologique, mais qui permettent dès maintenant de porter un jugement exact.

Il existait, avant les travaux de KLEBS, une série d'observations isolées, montrant que chez beaucoup d'espèces de *Spirogyra* et d'autres Zygnémacées, les gamètes ne fusionnent pas toujours, mais se mettent, parfois, isolément au repos, et forment des azygospores.

A côté de ces espèces normalement sexuelles, produisant accidentellement des azygospores, on connaissait des espèces devenues complètement asexuelles, ne produisant que des azygospores. Comme exemple de Zygnémacées devenues complètement apomixiques, nous décrirons le cas de *Spirogyra mirabilis* KtZG. (fig. 10).

Au moment de la formation des spores, certaines cellules des filaments se gonflent, leur contenu cellulaire se contracte pour se transformer en une spore brune, qui correspond exactement aux zygotes, même au point de vue de la germination. KLEBS a établi que la formation de ces spores, chez *Spirogyra mirabilis*, se réalise dans des conditions identiques à celles réclamées par la formation sexuelle des zygotes, chez les espèces normalement sexuelles.

On ne peut pas, d'après WINKLER (1908 p. 97), conclure avec certitude des faits qui précèdent, que nous sommes en présence d'une espèce devenue apomixique. KLEBS pense que *Spirogyra mirabilis* est le type d'une espèce n'ayant pas encore acquis la sexualité, et d'où dérivent les espèces sexuelles. D'autres Zygnémacées se

Fig. 10. —
Spirogyra
mirabilis
(d'après
KLEBS).

conduisent comme *Spirogyra mirabilis*. Ex. : *Zygnema spontaneum* Z. *reticulatum* HALLAS, *Gonatonema* WITTROCK.

ROSENVINGE (1883) a constaté l'existence de la parthénogénèse facultative dans les conditions naturelles de végétation, chez *Spirogyra groenlandica* normalement sexuelle, où on trouve des zygotes dans les filaments. D'autre part, KLEBS a pu provoquer artificiellement la parthénogénèse (1896 p. 246) chez *Spirogyra inflata*,

S. longata et *S. varians* (fig. 11), à l'aide de substances légèrement hygroscopiques et inoffensives, qui empêchaient la fusion des contenus cellulaires des gamètes. Il en résultait des parthénospores entourées de membranes dures qui, par leur structure et l'aptitude à la germination, ressemblent aux zygotes dont elles ne diffèrent que par un volume moindre, une résistance plus faible et une germination plus tardive.

Chez *Spirogyra inflata*, les gamètes femelles paraissent plus aptes à cette production que les gamètes mâles. Il y a lieu de remarquer, en outre, que ce sont bien des gamètes, et non des cellules végétatives quelconques, qui peuvent être contraints à la parthénogénèse, car ce phénomène s'observe seulement pour les cellules ayant déjà traversé quelques-uns des stades préliminaires de la conjugaison : après la production et la rencontre des branches copulatrices, et, le plus souvent, avant la disparition de la membrane qui sépare les extrémités des deux filaments en contact. Les gamètes dont le développement est moins avancé retournent à l'état végétatif.

Ainsi on trouve bien, dans les résultats expérimentaux obtenus par KLEBS, les caractères de la parthénogénèse vraie, puisque les cellules qui perpétuent la plante, dans les conditions expérimentales précédemment décrites, ne sont pas de simples cellules végétatives, mais de véritables gamètes.

L'étude cytologique de ces phénomènes n'est pas encore faite. On peut cependant supposer avec vraisemblance que toutes les cellules du filament de *Spirogyra* ont des noyaux haploïdes, et, de plus, qu'après la fusion des gamètes, l'œuf à noyau devenu diploïde présente, dans sa germination, une réduction de ce nombre diploïde au nombre haploïde. On peut admettre de même que, dans la germination des parthénospores ou azygospores, la réduction chromatique est supprimée, et que les premières divisions sont des divisions typiques. Il ne peut en être autrement, les noyaux étant pourvus du nombre haploïde de chromosomes.

Les exemples qui précèdent sont les seuls connus jusqu'ici dans la famille des Zygnémacées.

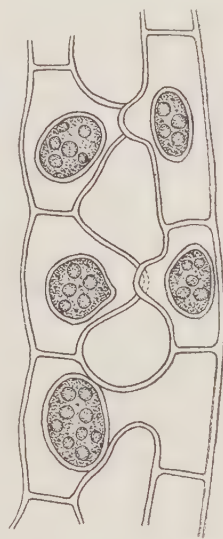


Fig. 11. — *Spirogyra varians*. — Formation de parthénospores. L'algue a été transportée, après le commencement de la copulation, dans une solution nutritive à 1 %. En bas, une zygote; au milieu, deux parthénospores; en haut, deux parthénospores (d'après KLEBS).

KLEBS a pu aussi produire artificiellement la parthénogénèse (1896 p. 256) chez plusieurs Desmidiacées. Il observe la production d'azygospores, d'abord chez *Cosmarium Botrytis*, dans une solution de sucre de canne à 5 %. Le commencement de la copulation s'accomplit d'une manière normale. Les deux cellules sexuelles s'ouvrent dans la gelée qui les entoure, et leur contenu sort. Mais il ne se produit aucune fusion, et chaque contenu se transforme en une parthénospore pourvue du revêtement épineux caractéristique. Ces spores ne diffèrent des œufs que par leur taille plus petite. KLEBS a observé la formation exclusive de parthénospores chez *Closterium Lunula* en milieu sucré à 4 %. Dans ce cas, les parthénospores restent à l'intérieur de la vieille membrane des cellules sexuelles.

Nous assistons donc, chez les Desmidiacées, au même phénomène que chez *Spirogyra*, c'est-à-dire à la production de parthénospores par des gamètes prêts à s'unir. On doit, d'après WINKLER (1908, p. 99), admettre chez *Cosmarium* et *Closterium* l'existence de la parthénogénèse générative, parce que la réduction chromatique doit avoir lieu pendant la germination de l'œuf, et parce que les cellules végétatives des Desmidiacées sont toutes nécessairement haploïdes, puisqu'elles sont susceptibles de devenir des gamètes sans division réductrice préalable.

CHAPITRE III

L'Apogamie

Nous avons déjà défini l'apogamie : la naissance apomixique d'un sporophyte aux dépens des cellules végétatives d'un gamétophyte. Le sporophyte naît tantôt d'une seule cellule végétative, tantôt d'un groupe de cellules végétatives du gamétophyte.

L'apogamie ne peut donc exister que chez les organismes dont le gamétophyte est pluricellulaire. Si le gamétophyte est unicellulaire (Fuacées, animaux), la parthénogénèse est possible, mais non l'apogamie.

Le gamétophyte possédant d'une manière normale, dans ses cellules végétatives, des noyaux pourvus du nombre haploïde de chromosomes (ce nombre étant normalement le nombre diploïde pour les noyaux du sporophyte), on peut supposer deux modalités dans le développement des gamétophytes à noyaux haploïdes. Dans la première modalité, le nombre haploïde des chromosomes peut durer toute la vie, de sorte qu'il reste haploïde dans les noyaux du sporophyte né par apogamie; c'est ce que WINKLER (1908 p. 58) désigne sous le nom d'« apogamie générative ». Dans la deuxième modalité, le nombre haploïde des chromosomes peut être doublé, par un mécanisme variable, au cours du développement. Comme exemple de ce dernier phénomène, on peut citer le doublement du nombre des chromosomes, dans certains noyaux du gamétophyte, par la fusion de deux noyaux appartenant à deux cellules voisines, et dont l'un a émigré d'une cellule dans l'autre. Comme on doit, sans doute, voir dans cette fusion nucléaire, un phénomène remplaçant la fécondation normale de la cellule générative, WINKLER (1908) le sépare de l'apogamie et lui donne le nom de pseudomixie.

Bien que l'étude de la pseudomixie soit en dehors de notre sujet, nous citerons brièvement un exemple pour en mieux faire saisir la signification, et pour permettre de la distinguer plus nettement de l'apogamie.

La pseudomixie fut découverte chez une Fougère : *Lastrea pseudo-mas* var. *polydactyla*, par FARMER, MOORE et DIGBY (1903) (fig. 12). Les émigrations nucléaires ont lieu ici, dans certaines cellules des parties les plus jeunes du prothalle; de telle sorte que le noyau d'une cellule pénètre par un pore délicat dans la cellule voisine, et s'unit au noyau de cette dernière, immédiatement ou peu de temps après. FARMER et DIGBY (1907 p. 177) ont fait des numérations

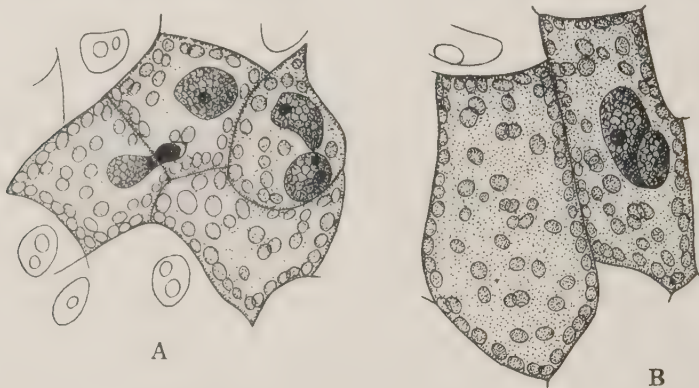


Fig. 12. — *Lastrea pseudo-mas* var. *polydactyla*. — Pseudomixie. — A, passage d'un noyau à travers la membrane; B, fusion nucléaire pseudomixique dans une cellule prothallienne; à côté, cellule vide, qui a fourni le noyau migrateur (d'après FARMER et DIGBY).

de chromosomes, et constaté que le noyau résultant de cette fusion possède le nombre diploïde, ce qui, du reste, n'est que la conséquence normale du phénomène.

Ainsi, il est établi que, dans le développement des organismes pseudomixiques, l'alternance périodique entre une génération haploïde et une génération diploïde, est conservée comme dans l'amphimixie normale. Au contraire, pour les organismes présentant le phénomène de l'apogamie, les deux générations, sporophyte et gaméophyte, ont, dans tous les noyaux, le même nombre de chromosomes. Ce nombre peut être le nombre haploïde, et nous sommes en présence d'un cas d'apogamie générative.

WINKLER (1908) donne le nom d'« apogamie somatique », au cas où les noyaux du gaméophyte et du sporophyte sont pourvus du nombre diploïde de chromosomes.

Il est même possible, selon WINKLER (1908 p. 60), que dans

l'apogamie générative le nombre haploïde de chromosomes ne soit pas conservé au cours du cycle entier du développement. Il se fait peut-être, dans certains cas, au cours du développement du sporophyte, un doublement régénérateur du nombre de chromosomes. Mais ce cas n'est pas connu. Le même auteur, complétant ses vues théoriques ajoute (p. 80) : « Si ce doublement des chromosomes a lieu au moment de la première division de la cellule-mère du sporophyte, de telle sorte que le noyau de cette cellule-mère se partage sans que la division nucléaire soit suivie de la division cellulaire, mais au contraire de la fusion des deux noyaux-filles, ce serait là un phénomène qui représenterait, dans une certaine mesure, un terme de passage vers la pseudomixie. »

A) APOGAMIE SOMATIQUE

Nous rappellerons ici que WINKLER désigne, sous le nom d'apogamie somatique, ce mode d'apogamie dans lequel les cellules-mères du sporophyte sont des cellules végétatives du gamétophyte, pourvues de noyaux renfermant le nombre diploïde de chromosomes.

Les cellules du gamétophyte ayant normalement dans leurs noyaux le nombre haploïde de chromosomes, il s'ensuit que l'apogamie somatique a toujours un point de départ anormal, et que la cellule ou les cellules-mères du sporophyte ont des noyaux pourvus du nombre diploïde de chromosomes.

Des faits analogues ont été observés, sous le nom d'aposporie, chez les Fougères, les Mousses, et dans ces derniers temps chez certaines Phanérogames. L'aposporie consiste en ce que le gamétophyte ne naît pas, comme d'habitude, d'une spore à noyau haploïde, mais d'une ou plusieurs cellules végétatives du sporophyte, dont les noyaux sont pourvus du nombre diploïde de chromosomes.

L'aposporie peut cependant donner naissance à des gamétophytes pourvus de noyaux haploïdes. Il en est ainsi chez *Nephrodium molle*, dont les noyaux du sporophyte gardent toujours le nombre réduit de chromosomes.

WINKLER (1908 p. 61) fait remarquer que les relations qui existent entre l'apogamie somatique et l'aposporie sont très étroites, car l'existence de l'apogamie somatique n'est pas compréhensible en dehors de l'existence de l'aposporie. En effet, l'apogamie somatique a pour point de départ un gamétophyte à noyaux diploïdes,

et ce dernier ne prend naissance que par aposporie, ou aux dépens de spores dont les cellules-mères n'ont pas subi de division de réduction, et dont le noyau est par conséquent diploïde. Peut-être arrivera-t-on à éclaircir expérimentalement les relations qui existent entre les deux phénomènes. GÆBEL (1907) a montré que l'on peut déterminer artificiellement l'aposporie chez beaucoup de Fougères, en provoquant la formation de prothalles au moyen de jeunes feuilles de sporophyte.

Thallophytes. — On ne trouve dans les travaux très documentés de OLTMANNS (1905) et de LOTSY (1907), aucune indication relative à l'existence de l'aposporie chez les Algues ou les Champignons. WINKLER (1908 p. 62), dans ses vues purement théoriques, la considère comme bien concevable chez des organismes comme *Dictyota*, où il suffit de supposer l'absence de division de réduction dans la production des spores, ce qui entraîne la naissance d'un gamétophyte à noyaux diploïdes, et par conséquent l'existence de l'apogamie somatique.

Muscinées. — LANG (1901) a signalé chez *Anthoceros lævis* un cas d'aposporie qui, jusqu'ici, est resté le seul parmi les Hépatiques. Au contraire, chez les Mousses feuillées, la naissance de gamétophytes aux dépens des cellules végétatives du sporophyte a été fréquemment observée (voir p. 73).

Fougères. — Si l'existence accidentelle de l'apogamie somatique n'est pas encore démontrée, parmi les représentants de l'embranchement des Thallophytes et parmi les Muscinées, nous trouvons au contraire, chez les Fougères, plusieurs exemples.

FARMER et DIGBY (1907 p. 163) ont examiné avec soin *Athyrium Filix-fœmina* var. *clarissima* JONES. Cette fougère peut former aux dépens d'une cellule périphérique du sporange, donc aposporiquement, un prothalle qui est typiquement construit. Les nombreuses numérations de chromosomes faites par les auteurs, établissent d'une façon certaine qu'au moment de la naissance aposporique du prothalle, il ne se produit aucune réduction chromatique; de sorte que le gamétophyte possède le nombre diploïde de chromosomes, soit environ 90.

Les prothalles, constitués d'une façon absolument normale, forment des anthéridies et des archégones normaux. L'oosphère contenue dans les archégones avorte généralement très tôt. Les anthé-

rozoïdes, au contraire, parviennent à une formation complète sans qu'une division de réduction ait lieu; de sorte qu'ils contiennent le nombre diploïde de chromosomes. Ces anthérozoïdes sont doués d'une grande mobilité, et sont attirés par les archégones; mais la fécondation n'a jamais lieu, car l'œuf périt le plus souvent de bonne heure.

Malgré cette absence de fécondation, le prothalle donne un embryon, qui se forme par bourgeonnement d'un certain nombre de cellules prothalliennes végétatives. Ces dernières étant pourvues de noyaux diploïdes, il s'agit en réalité ici d'un cas d'apogamie somatique.

Athyrium Filix-femina var. *clarissima* est jusqu'ici, la seule fougère où l'examen cytologique ait démontré l'existence de l'apogamie somatique.

Phanérogames. — L'apogamie somatique n'est connue que chez un petit nombre de Phanérogames. MURBECK (1902 p. 4) décrit un cas de cette nature chez *Alchemilla sericata* RCHB (Voir fig. 4) qui présente ordinairement la parthénogénèse somatique, et TREUB (1898) établit son existence chez *Balanophora elongata* BL. Les

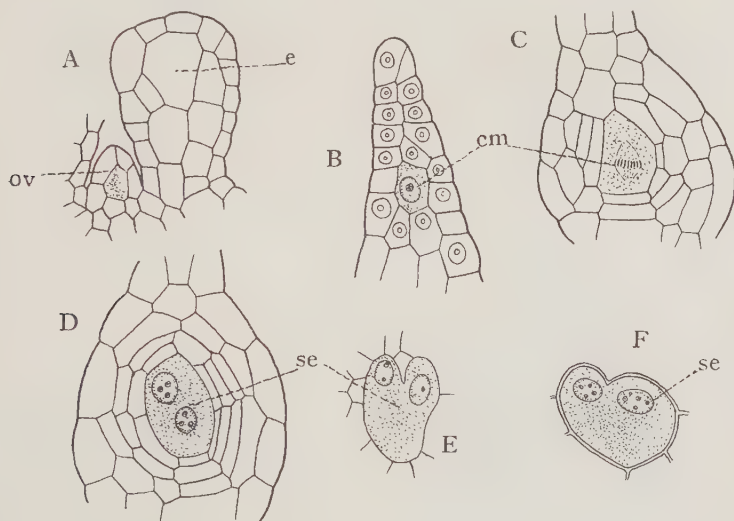


Fig. 13. — *Balanophora elongata*. — A, B, C, D, E, F, développement de l'ovule et du sac embryonnaire. — e, écaille; ov, ovule; cm, cellule-mère du sac embryonnaire; se, sac embryonnaire définitif (d'après TREUB).

résultats publiés par TREUB ont été entièrement confirmés par LOTSY (1899) sur *Balanophora globosa* JUNGH.

Chez *Balanophora elongata*, le développement du gamétophyte s'effectue normalement jusqu'au stade de huit noyaux (fig. 13 et 14).

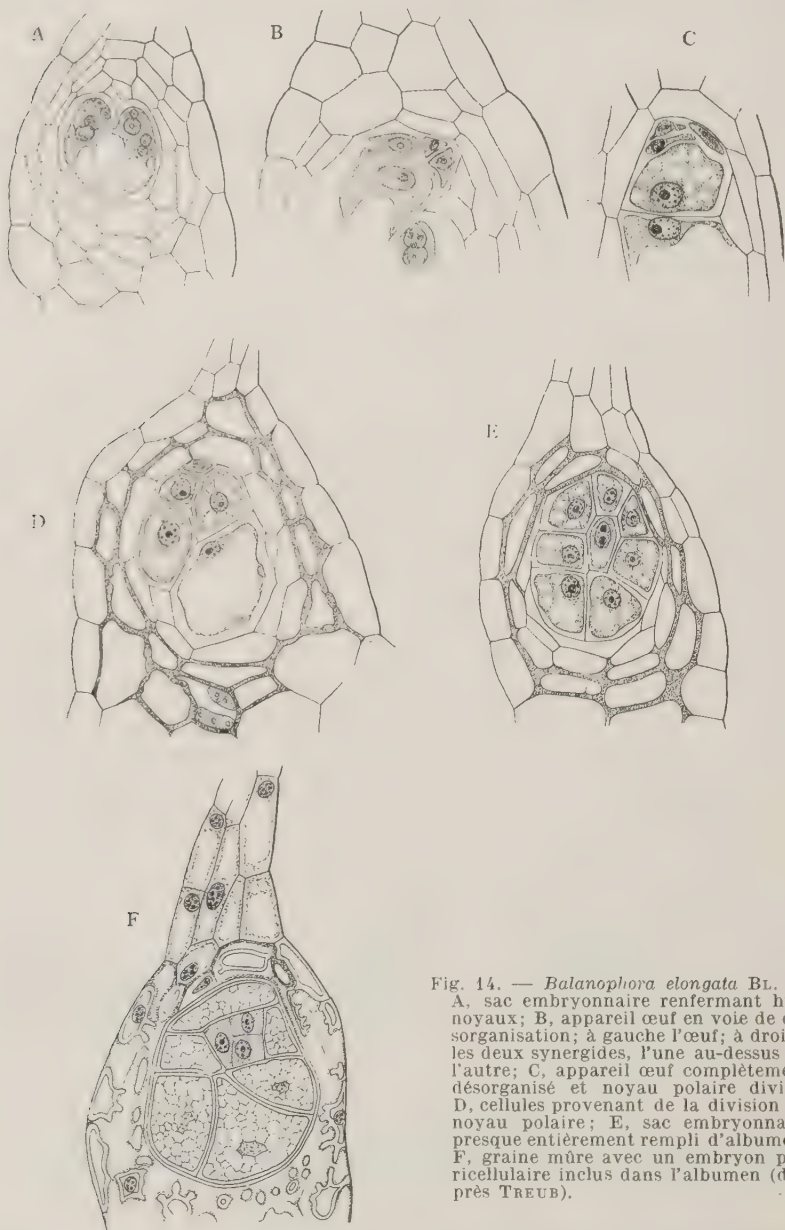


Fig. 14. — *Balanophora elongata* Bl. — A, sac embryonnaire renfermant huit noyaux; B, appareil œuf en voie de désorganisation; à gauche l'œuf; à droite, les deux synergides, l'une au-dessus de l'autre; C, appareil œuf complètement désorganisé et noyau polaire divisé; D, cellules provenant de la division du noyau polaire; E, sac embryonnaire presque entièrement rempli d'albumen; F, graine mûre avec un embryon pluricellulaire inclus dans l'albumen (d'après TREUB).

Les huit noyaux sont disposés, selon la règle, en deux tétrades occupant les pôles du sac embryonnaire fortement recourbé. De

ces tétrades, celle qui renferme l'oosphère est nommée « tétrade polaire », l'autre est nommée « tétrade antipolaire ». La tétrade antipolaire périt toujours de très bonne heure, sans arriver à la formation de cellules antipodes. L'oosphère et les synergides avortent aussi, et il reste seulement le noyau polaire qui se distingue dès le début, par sa grosseur considérable, des autres noyaux de la tétrade polaire.

Ce noyau polaire, non fusionné avec le noyau antipolaire, en raison de la résorption précoce de ce dernier, se divise et se subdivise, pour donner naissance à un tissu formé de cellules peu nombreuses et assez grandes, qui constitue une sorte d'albumen né sans fécondation. A ce moment, une cellule du centre de ce nouveau tissu devient cellule-mère de l'embryon. Tous ces faits se déroulent sans fécondation, et même sans pollinisation.

D'après LOTSY (1899), *Balanophora globosa* JUNGH se comporte de même dans tous les détails. Les plantes mâles de cette espèce sont extrêmement rares, ou ne se rencontrent plus, même dans les régions où la plante femelle est très abondante et très fertile; tandis que, chez *Balanophora elongata*, les individus mâles sont nombreux.

Une autre Balanophoracée, *Helosis guyanensis* RICH., se comporte, d'après CHODAT et BERNARD (1900), de la même manière que *B. elongata*.

Rhopalocnemis phalloides JUNGH., plante appartenant à la même famille, diffère, selon LOTSY (1901), des espèces précédemment citées; de sorte que les découvertes de TREUB chez *Balanophora elongata* ne peuvent pas être généralisées à toutes les Balanophoracées. WINKLER (1908 p. 66) pense que l'exception réalisée par *Rhopalocnemis* montre que le mode de parasitisme propre à la famille n'est pas directement lié au mode particulier de reproduction. *Rhopalocnemis phalloides* ne forme que très rarement des semences; mais lorsque ces semences se produisent, tout indique que l'embryon naît de l'oosphère fécondée. Quand la fécondation n'a pas lieu, toute la fleur femelle meurt, et on n'observe dans le sac embryonnaire que cette sorte d'albumen d'origine particulière, dont nous avons parlé plus haut, à propos de *B. elongata*.

Le genre *Cynomorium*, placé parfois parmi les Balanophoracées, est normalement sexuel d'après PIROTTA et LONGO (1901) et JUEL (1903).

On ignore complètement encore, si le développement de la macrospore présente une division de réduction. JUEL (1900 p. 41),

s'appuyant sur les figures données par les auteurs, pense qu'elle n'a pas lieu, de sorte que tous les noyaux du sac embryonnaire possèderaient le nombre diploïde de chromosomes. Dans ce cas, nous serions en présence de l'apogamie somatique. Mais, si la réduction chromatique a lieu, nous assisterions à un phénomène d'apogamie générative.

Si on démontre l'absence de la division de réduction, on ne pourra affirmer l'existence du nombre diploïde que si on constate parallèlement l'existence de la division de réduction dans le développement de la microspore. Dans le cas où la production des microspores ne serait pas précédée d'une division de réduction, on devrait conclure que le cours entier du développement de la plante s'accomplit avec le nombre haploïde de chromosomes, et que l'apogamie est générative et non somatique. On doit cependant, pour diverses raisons, considérer l'apogamie somatique comme plus vraisemblable que l'apogamie générative, et c'est ce qui justifie l'étude des Balanophoracées à cette place.

B) APOGAMIE GÉNÉRATIVE

Il y a ici à distinguer deux cas, selon que le nombre des chromosomes est ou non doublé dans la suite du développement. Dans le premier cas, l'évolution de la plante s'accomplirait avec alternance périodique de génération, et du nombre de chromosomes. Dans le deuxième cas, ce nombre resterait constamment le nombre haploïde. C'est à ce dernier cas que se rattachent tous les exemples d'apogamie générative connus jusqu'ici.

Muscinées. — Chez les Mousses, on ne connaît aucun cas d'apogamie générative.

Fougères. — Dans ce groupe, au contraire, on trouve des exemples d'apogamie générative. Cependant, deux cas seulement sont connus avec certitude. Ce sont : *Lastrea pseudo-mas* var. *cristata* *apospora* DRUERY et *Nephrodium molle* DEW.

FARMER et DIGBY (1907 p. 180) ont montré que les frondes de *Lastrea pseudo-mas* coupées, produisent par aposporie des prothalles abondants. Les prothalles ne naissent donc point de spores germantes, mais directement de cellules de la feuille. Sur ces prothalles (gamétophytes) plus ou moins nettement cordiformes, naissent des anthéridies nombreuses, mais jamais d'archégones. Malgré

cela, il se produit des embryons aux dépens des cellules végétatives, c'est-à-dire par apogamie. La réduction chromatique n'a lieu à aucun moment du développement, pas même au moment de la formation aposporique du prothalle, ou au moment du développement des anthérozoides. Le nombre des chromosomes reste constamment le même (60) dans tous les noyaux, aussi bien dans le gamétophyte que dans le sporophyte.

Ce qui rend à peu près certaine l'existence de l'apogamie générative, c'est-à-dire la présence du nombre haploïde de chromosomes pendant toute la durée du développement, c'est que chez *Lastrea pseudo-mas* typique, le nombre réduit des chromosomes est 72, le nombre diploïde 144. De plus, dans les autres variétés non apogames de *Lastrea pseudo-mas*, le nombre des chromosomes s'élève toujours au-dessus de 100 dans le sporophyte. On est donc autorisé à penser que chez la variété *cristata apospora*, le nombre diploïde de chromosomes serait d'environ 120, et qu'ainsi le sporophyte né par apogamie possède bien dans ses noyaux le nombre haploïde de chromosomes.

Nephrodium molle fournit un exemple plus net encore d'apogamie générative, étudié en 1907 par YAMANOUCHI (1907). On trouve dans cette fougère, à côté les uns des autres, des sporophytes nés sexuellement ou apogamiquement, qui ne présentent aucun caractère morphologique différentiel. Le nombre des chromosomes s'élève, dans les noyaux de tous les prothalles, à 64 ou 66, et ce nombre doublé par la fécondation s'élève donc à 128 ou 132 chez les sporophytes nés sexuellement. Dans les prothalles pourvus de nombreuses anthéridies, mais dépourvues d'archégonas, l'embryon naît de cellules prothalliennes qui se transforment directement en embryon sans fécondation, et même sans fusion nucléaire de nature pseudomixique. Il n'y a même pas de doublement régénérateur spontané du nombre de chromosomes, de sorte que le sporophyte, né sur le prothalle dépourvu d'archégonas, ne possède que des noyaux haploïdes. Ce sporophyte ne se différencie pourtant pas morphologiquement, des sporophytes nés d'une amphimixie régulière et pourvus de noyaux diploïdes. Chez *Nephrodium molle*, l'existence de l'apogamie générative est certaine.

Les deux cas qui viennent d'être étudiés sont jusqu'ici les seuls exemples d'apogamie générative sûrement constatés dans le règne végétal. Leur connaissance est cependant très importante, car ils établissent que les sporophytes peuvent conserver une forme absolument normale, quoique munis de noyaux exclusivement haploïdes.

Parmi les plantes supérieures, on pourrait rattacher à l'apogamie générative les cas où les embryons se développent par apomixie, aux dépens de synergides ou d'antipodes pourvues de noyaux haploïdes. Nous avons déjà vu (p. 7) qu'on pourrait aussi rattacher ces cas au phénomène de la parthénogénèse.

Ce que nous savons de plus précis, relativement aux Phanérogames, est dû à TRETJAKOW (1895) et à HEGELMAIER (1897). Ces deux auteurs ont étudié la polyembryonie de l'*Allium odorum* L., plante dont le sac embryonnaire normalement formé devient, après la fécondation, le siège du développement de plusieurs embryons. L'un de ces embryons provient de l'ooosphère fécondée; l'autre, ou les autres, résultent du développement apogamique d'une, de deux ou de trois antipodes. Les mêmes auteurs ont constaté qu'un seul tube pénètre dans le sac embryonnaire, et s'arrête au niveau de l'ooosphère. Il ne s'agit donc pas d'une fécondation des antipodes, telle qu'on la rencontre parfois.

Au contraire, la production d'embryons aux dépens des synergides chez *Allium odorum* peut, le plus souvent, être expliquée par une fécondation de ces synergides.

La fertilité des embryons nés aux dépens des antipodes est douteuse. D'après HEGELMAIER, leur développement est arrêté de bonne heure; tandis que TRETJAKOW en a observé à des stades très avancés. L'étude de ce sujet est encore incomplète, surtout au point de vue cytologique. Si les antipodes ont des noyaux réellement haploïdes, nous sommes en présence d'un cas d'apogamie générative.

Répartition de l'apogamie dans le règne végétal.

- Athyrium Filix-femina* var. *clarissima* JONES.
- Lastrea pseudo-mas* var. *cristata apospora* DRUERY.
- Allium odorum* L.
- Balanophora elongata* BL.
- Balanophora globosa* JUNGH.
- Helosis guyanensis* RICH.
- Alchemilla sericata* RCHB.

CHAPITRE IV

Cas dans lesquels l'existence de la parthénogénèse et de l'apogamie a été soupçonnée.

Plantes réellement parthénogénétiques ou apogames, mais dont la modalité générative ou somatique est inconnue ou incertaine.

Nous avons déjà montré (p. 6) les difficultés qu'on éprouve dans certains cas, lorsqu'il s'agit de différencier l'apogamie de la parthénogénèse. Une autre difficulté se présente lorsqu'on veut déterminer la modalité, générative ou somatique, de ces deux formes d'apomixie.

Les incertitudes relatives à l'existence de l'apogamie ou de la parthénogénèse, et aux variétés de ces modes de reproduction asexuelle, sont fréquentes. Parfois même, on sait seulement que la production de graines peut avoir lieu sans pollinisation. Dans ce dernier cas, on doit déterminer s'il s'agit de pseudomixie, de propagation végétative, d'apogamie ou de parthénogénèse. Le problème se présente donc comme très compliqué, et on comprend sans peine que le doute existe encore dans beaucoup de cas.

Nous examinerons, en suivant l'ordre habituel de la classification, les plantes où l'existence de la parthénogénèse ou de l'apogamie a été soupçonnée, mais n'a pas encore reçu de démonstration. Nous étudierons encore ici les cas qui ne peuvent pas être rangés, avec certitude, dans l'une ou l'autre des variétés générative ou somatique d'apogamie ou de parthénogénèse.

ALGUES

Nous connaissons aujourd'hui, dans ce groupe, des cas de parthénogénèse sûrement établis; nous les avons déjà étudiés. Les autres cas sont encore douteux.

Chlorophycées. — Parmi les Chlamydomonadacées, FRANCE (1894 p. 323) signale que, dans le genre *Polytoma*, la fusion des gamètes est facultative. Il y aurait donc, ici, un cas de parthénogénèse spontanée. D'après OLTMANN (1904 p. 147), il y a vraisemblablement dans ce cas confusion entre gamètes et zoospores, ce qui rendrait la parthénogénèse douteuse.

KLEBS (1896 p. 437) a démontré, d'une façon certaine, l'existence de la parthénogénèse facultative chez *Chlamydomonas media* KLEBS. « Dans les cultures humides en chambre, dit-il, j'ai laissé les cellules se multiplier jusqu'à apparition des gamètes, qui étaient en partie reconnaissables à leur protoplasma contracté. Ensuite j'ai ajouté une goutte d'une solution nutritive à 1 %. Toutes les cellules se mirent au repos, la copulation était devenue impossible. Je vis alors comment le corps protoplasmique d'un gamète contracté à l'intérieur de la vieille membrane s'entourait d'une nouvelle membrane, et commençait à se diviser. »

Protosiphon botryoides KLEBS présente des phénomènes très intéressants. Cette algue unicellulaire et multinucléaire forme dans l'eau de nombreux gamètes qui, ordinairement, copulent deux à deux, et fournissent un œuf aplati et étoilé. La germination de cet œuf donne, par un simple allongement et grossissement, une nouvelle plante. KLEBS (1896 p. 216), maintenant l'algue dans une solution riche en sels nutritifs, ou à une température de 25° à 27° C., l'a déterminée à former des spores mobiles qui, sans copulation, formaient chacune une parthénospore. Il s'agissait bien ici de vrais gamètes, et non de spores mobiles asexuées, car les spores mobiles nées dans la solution riche en sels nutritifs, transportées dans l'eau pure, se fusionnaient après dix ou quinze minutes. Il y a donc bien, ici, un cas d'apomixie pouvant être produite expérimentalement. La structure du noyau est inconnue. Les parthénospores et les zygotes ne sont pas équivalentes, car les parthénospores sont sphériques et non étoilées comme les zygotes. De plus, leur germination est immédiate, tandis que les œufs restent longtemps à l'état de repos. Ces dernières particularités constituent une preuve de plus de l'origine particulière des parthénospores.

Ulothrix zonata KtZ. se comporte, d'après KLEBS (1896 p. 321) et DODEL (1876 p. 506), comme *Protosiphon botryoides* KLEBS. Cette plante possède, à côté de la reproduction asexuelle par macrospores et microzoospores, une reproduction sexuelle par gamètes qui s'unissent deux à deux, en donnant des zygotes. Les gamètes se distinguent aisément par leurs deux cils, des microzoospores

qui ont quatre cils. En transportant les gamètes dans un milieu nutritif particulier, KLEBS a pu empêcher la copulation et déterminer la formation, aux dépens des gamètes, de parthénospores capables de germination. La zygote et la parthénospore se différencient par leur développement. Dans la germination, la zygote fournit quatre cellules dont chacune croît en un nouveau filament, tandis que les parthénospores donnent seulement deux cellules, et par conséquent deux filaments.

CIENKOWSKI (1876 p. 529) pense que l'apomixie existe dans le genre *Cylindrocapsa* ; mais nous n'avons encore sur ce genre que très peu de renseignements.

KLEBS (1896 p. 420), étudiant le genre *Draparnaudia*, observe dans la germination des microzoospores, avec ou sans copulation, la production de cellules de repos. Ces microzoospores se comportent donc, tantôt comme gamètes, tantôt comme zoospores. L'étude de cette plante est encore très incomplète; nous savons seulement que l'apomixie y est facultative. Il y a lieu de chercher si le rôle de gamète ou de zoospore n'est pas lié à la nature haploïde ou diploïde du noyau.

OLTMANN (1904 p. 241), s'appuyant sur une observation relative à la production de plantules munies d'organes sexuels, dans la germination des spores d'*Aphanochæte repens* A. BR. (spores mobiles ressemblant aux gamètes femelles), soupçonne que l'on a affaire ici à une germination parthénogénétique des gamètes femelles. Il y a ici, encore, un utile sujet de recherches. OLTMANNS (1904 p. 253) voit encore germer sans fécondation, dans certaines circonstances, les spores mobiles des gamétanges de beaucoup de Chroolépidadées.

PHÉOPHYCÉES

Diatomées. — On voit parfois, chez quelques Diatomées (*Suriella*), au moment de la production des auxospores, deux cellules se rapprocher dans une gaine gélatineuse commune; puis chacune d'elles se dépouille de sa membrane et produit une auxospore. Il n'y a pas conjugaison. Les auxospores s'éloignent ensuite l'une de l'autre et reconstituent leurs carapaces. Dans quelques cas, on observe une véritable conjugaison des deux protoplasmes mis en liberté, avec production d'un corps nouveau, qui se contracte et s'enveloppe d'une nouvelle membrane de cellulose et d'une nouvelle carapace. L'œuf est formé par la réunion de deux gamètes

identiques et immobiles. Par rapport à ces cas où la fusion cellulaire a lieu, ceux qui ne présentent pas de fusion peuvent être considérés comme des cas d'apomixie. LOTSY (1907 p. 284) émet une opinion analogue, mais OLTMANNS (1904 p. 126) et KARSTEN (1900) expriment des avis contraires. Ce sujet a besoin de nouvelles recherches.

Parmi les Phéophycées, le genre *Ectocarpus* offre un intérêt particulier. Les espèces de ce genre forment, à côté de zoospores asexuées, des gamètes qui, extérieurement, sont tous de même forme, mais qui laissent reconnaître une première indication de différenciation sexuelle en œufs et spermatozoïdes. Les uns se fixent plus tôt que les autres avec leurs fouets, et sont ensuite fécondés par les gamètes mâles qui se meuvent vivement. BERTHOLD (1881 p. 404) et OLTMANNS (1899 p. 93) ont vu que les gamètes mâles sont, comme les gamètes femelles, susceptibles de germination parthénogénétique. C'est un des rares exemples de « parthénogénèse mâle ». Remarquons cependant ici la faible différence qui existe entre les gamètes mâles et femelles. De plus, la fusion n'a-t-elle jamais lieu entre des gamètes non fixés?

D'après GOEBEL (1878) et BERTHOLD (1881), dont les observations ont porté sur quatre espèces : *Ectocarpus globifer* ; *E. siliculosus* ; *Giraudya sphacelarioides* et *Scytosiphon lomentaria*, les zoospores seraient des isogamètes, qui pourraient dans certains cas germer isolément, sans copulation préalable, c'est-à-dire par parthénogénèse.

BERTHOLD (1881) a observé à Naples, en Février 1880, la copulation, chez l'*Ectocarpus siliculosus*. Voici, en résumé, les observations de cet auteur : « Si, à l'aide d'une pipette, on prend un peu d'eau dans laquelle on a fait macérer des branches d'*Ectocarpus siliculosus*, et si on examine en goutte suspendue, on voit très rapidement se produire une profonde différenciation entre les zoospores, bien qu'en apparence elles restent semblables entre elles. Certaines vont se fixer sur le bord de la goutte d'eau, à l'aide de leur cil antérieur qui se rétracte; puis le cil postérieur disparaît; ce sont les gamètes femelles susceptibles, dans cet état, d'être fécondés. Aussitôt, les zoospores encore mobiles, ou gamètes mâles, accourent de toutes parts, et l'on en voit souvent plus d'une centaine qui viennent s'agiter autour d'un gamète femelle. Parfois il ne s'ensuit aucune fécondation, et les gamètes mâles s'éloignent peu à peu. Plus souvent, l'un des gamètes mâles se fusionne avec le gamète fixé.

« Si un gamète femelle n'est pas fécondé, il s'arrondit, s'entoure d'une membrane et, vingt-quatre à quarante-huit heures après, commence à germer par parthénogénèse. Les gamètes mâles sans emploi sont nombreux; une partie d'entre eux meurent et se décomposent, une autre partie se comportent comme les gamètes femelles stériles; mais ils périssent après une courte germination. Les germinations d'œufs fécondés donnent des plantes plus vigoureuses. »

SAUVAGEAU (1896 [a]) dit avoir surveillé plusieurs autres espèces d'*Ectocarpus*, sans assister à une seule conjugaison, et sans trouver de zygotes dans les cultures. Ce même auteur écrit que, depuis 1881, plusieurs autres observateurs ont, sans succès, cherché à vérifier sur les mêmes espèces les faits annoncés par BERTHOLD. On pouvait se demander si la parthénogénèse est le cas ordinaire et normal, et si les zoospores ne prennent le caractère sexuel que dans les conditions exceptionnelles rencontrées par BERTHOLD.

SAUVAGEAU (1896 [a]) a répété plusieurs fois l'expérience de BERTHOLD sur l'*Ectocarpus siliculosus*, mais il n'a pas pu assister à la fécondation. Il a réalisé des cultures en cellules et, malgré de longues et nombreuses observations, il n'a pas pu surprendre une seule copulation. Les zoospores mobiles viennent s'agiter autour des zoospores fixées, mais tout se réduit cependant au simulacre d'une copulation. Peu à peu, les zoospores mobiles s'éloignent et vont se fixer ailleurs. Cependant, les examens faits le matin bien avant le lever du soleil, permirent à SAUVAGEAU de voir deux fois la conjugaison d'une zoospore mobile avec une zoospore fixée. La conjugaison se fait donc seulement pour les premiers gamètes fixés, et dans les quelques minutes qui suivent la déhiscence. Ici donc la majeure partie des gamètes germent par parthénogénèse.

A propos de l'*Ectocarpus secundus*, SAUVAGEAU écrit (1896 b p. 393) : « Les oosphères non fécondées conservent généralement leur forme arrondie, et germent en un tube qui ne se sépare que tardivement par une cloison »; et plus loin (p. 398), à propos des individus porteurs d'anthéridies et d'oogones : « Une grande partie des oosphères non fécondées se détruisent; les autres, après s'être arrondies, germent par parthénogénèse aussi rapidement que les œufs. »

Cutlériées. — La parthénogénèse se rencontre également chez les Cutlériées. Les plus vieilles données relatives à ce sujet sont celles de THURET (1855) qui observe, chez *Cutleria multifida*, la germination des spores, qu'elles aient eu, ou non, le contact des

corpuscules mâles. Ces faits ont été reconnus exacts par CHURCH (1898) qui observe aussi, sur les côtes d'Angleterre, la germination parthénogénétique des spores de cette même espèce. Pourtant OLTMANN (1905 p. 256) rapporte que REINKE (1889 et 1899) a pu observer aisément, près de Naples, la copulation des Cutlériées. Cet auteur signale que les œufs non fécondés périssaient constamment.

Mais tandis que près de Naples, d'après REINKE, les nombres des gamètes mâles et femelles sont dans le rapport de 3 à 2, on rencontre sur les côtes d'Angleterre, en Août, très peu de plantes mâles, et plus tard on n'en trouve généralement plus. Les pieds femelles sont au contraire très nombreux, et les œufs mis en liberté germent tous sans fécondation,

SAUVAGEAU (1899 p. 333) écrit à propos de *Cutleria adspersa* :

« Je me suis proposé de rechercher si la fécondation se faisait et comment elle s'opérait. Pour cela, à différentes reprises, du 9 Mars au milieu d'Avril, j'ai entrepris des cultures cellulaires. Dans les unes j'ai mis des oosphères et des anthérozoïdes recueillis à l'aide d'une pipette; dans d'autres, des branches à oogones et à anthéridies; dans d'autres encore, de petits fragments de la plante. Or, je n'ai jamais vu de fécondation se produire.... Pendant des heures entières, j'ai suivi des oosphères en mouvement ou récemment fixées, sans constater qu'elles eussent la moindre influence attractive sur les anthérozoïdes. Bien des fois, j'ai vu des anthérozoïdes se fixer sur des oosphères, rétracter leur cil antérieur, s'accoler, s'aplatir contre elles, mais sans qu'il y eût réellement fusion. » Le même auteur ajoute un peu plus loin (p. 335) : « Un grand nombre d'oosphères meurent, mais des milliers ont germé.... Par conséquent, dans les conditions où je me suis placé, les oosphères de *C. adspersa* germent uniquement par parthénogénèse, et les plantules sont les mêmes que celles obtenues avec des oosphères fécondées. » L'auteur expose les grandes précautions prises pour éviter les causes d'erreur pouvant résulter de la présence des anthérozoïdes.

Les Cutlériées ne sont pas, parmi les Phéophycées, les seules dont les gamètes femelles soient susceptibles d'un développement parthénogénétique. THURET (1855) et les frères CROUAN (1876) (1) observent les mêmes possibilités chez les Dictyotées, pour *Dictyota dichotoma* LAM.; chez les Tilopteridées, pour *Tilopteris Mertensii* KUTZ.

(1) CROUAN frères, *Florule du Finistère*. Brest, 1876. — Cet ouvrage contient des figures représentant les spores de *Tilopteris*, germant dans le sporange sans fécondation.

Chez les Dictyotées, on a observé au moins des ébauches de développement parthénogénétique des œufs. WILLIAMS (1904 p. 553) a vu des oosphères non fécondées de *Dictyota* et de *Häliseris* se segmenter un petit nombre de fois sans fécondation, puis mourir.

DAVIS (1905 p. 562) et STRASBURGER (1906 p. 2) pensent que la facilité avec laquelle la parthénogénèse s'établit chez les Chlorophycées et les Phéophycées, est en rapport intime avec la réduction extrême du sporophyte, et avec l'existence presque exclusive de la génération haploïde. Les gamètes posséderaient le nombre de chromosomes nécessaires à cette génération, et n'auraient besoin que de se développer en thalle.

THURET (1854), dans son mémoire sur la fécondation des Fucacées, écrit : « Quant aux spores (ou oosphères) qui n'ont point été mises en contact avec les anthérozoïdes, elles restent plusieurs jours sans présenter aucun changement; puis elles finissent par se décomposer. Il s'en trouve parfois quelques-unes qui se recouvrent d'un tégument, s'allongent et produisent des sortes de boyaux irréguliers, étranglés de distance en distance (fig. 15), de forme et de longueur variables, revêtus, comme la spore dont ils émanent, d'une membrane que l'iode et l'acide sulfurique colorent en bleu. Mais ce développement imparfait, ces tentatives de germination ne vont jamais loin. Au bout de dix à quinze jours, toutes les spores sont également en voie de décomposition. »

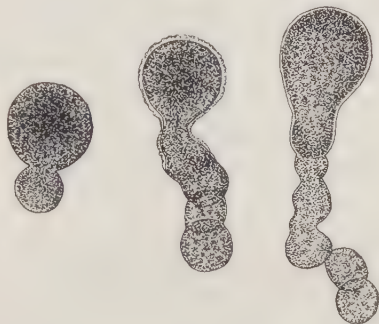


Fig. 15. — *Fucus vesiculosus*. — Germination parthénogénétique des oosphères de *Fucus vesiculosus* L.) d'après THURET).

Si les oosphères de *Fucus* sont susceptibles d'un début de germination parthénogénétique, elles sont incapables de reproduire leur espèce sans le concours des anthérozoïdes.

Tout récemment, J.-B. OVERTON (1913) dit être parvenu à déterminer expérimentalement la parthénogénèse chez *Fucus vesiculosus*, par une méthode analogue à celle appliquée par LOEB (1906) chez les Échinodermes. Il se procura d'abord des oosphères non fécondées, en immergeant des conceptacles dans l'eau de mer hypotonique. Il fit ensuite trois lots :

- 1^o Lot de contrôle;
- 2^o Lot fécondé par des anthérozoïdes;

3° Lot additionné d'eau de mer et d'une solution aqueuse d'acide acétique ou butyrique.

Le troisième lot a présenté fréquemment des oosphères divisées. Leur nombre atteignait environ le quart du nombre des œufs produits, dans les mêmes conditions, par fécondation. Les oosphères placées ensuite pendant trente minutes dans l'eau de mer hypertonique, puis dans l'eau de mer normale, continuaient leur développement. Les acides gras se sont montrés des stimulants particulièrement efficaces.

CHARACÉES

Il existe une véritable parthénogénèse chez *Chara crinita* WALLR. Mais la structure du noyau et les phénomènes de la division nucléaire n'ayant pas été étudiés, il est impossible de dire s'il s'agit de la modalité somatique ou de la modalité générative.

BRAUN (1857) a signalé chez *Chara crinita*, le développement parthénogénétique des oosphères. Cette espèce très commune est dioïque, annuelle et incapable de se conserver par son système végétatif. Elle se multiplie partout aux dépens des oosphères, bien que les pieds mâles manquent le plus souvent. Il en résulte que la maturation des oosphères s'effectue parthénogénétiquement. MIGULA (1897 p. 357) a démontré expérimentalement l'existence de cette multiplication parthénogénétique, en cultivant des pieds femelles isolés. Les pieds mâles se rencontrent parfois (Mer Caspienne, Grèce, France), et rendent possible l'amphimixie. D'après MIGULA (p. 358), les oosphères parthénogénétiques perdent leur pouvoir germinatif plus vite que les œufs nés de la fécondation.

DEBSKI (1897 et 1898) et GOETZ (1899) ont constaté, chez *Chara fragilis* et *Chara fetida* restées amphimixiques, l'absence de réduction chromatique, aussi bien dans le développement des gamètes mâles que dans celui des gamètes femelles. On peut supposer que cette réduction a lieu pendant les premières divisions de l'œuf, mais c'est une simple hypothèse, et une nouvelle étude cytologique sur ce sujet est nécessaire. WINKLER (1908 p. 18) admettant, pour les Characées restées amphimixiques, que les premières divisions de l'œuf sont des divisions de réduction, voit dans les premières divisions de l'oosphère non fécondée de *Chara crinita* des karyokinèses typiques. Dans cette espèce, le nombre de chromosomes reste probablement le même pendant toute la durée du développement, mais l'observation seule permettra de décider s'il s'agit là du nombre

haploïde ou du nombre diploïde. STRASBURGER (1908 p. 24) a trouvé chez *Chara crinita*, le même nombre de chromosomes (18) que chez *Chara fragilis* restée sexuelle.

CHAMPIGNONS

OOMYCÈTES

Mucorinées. — Nous rappellerons que, chez les Mucorinées, la reproduction sexuelle normale consiste dans la production de rameaux plus ou moins renflés, qui arrivent au contact l'un de l'autre, après s'être séparés du reste du mycélium par une cloison. La fusion

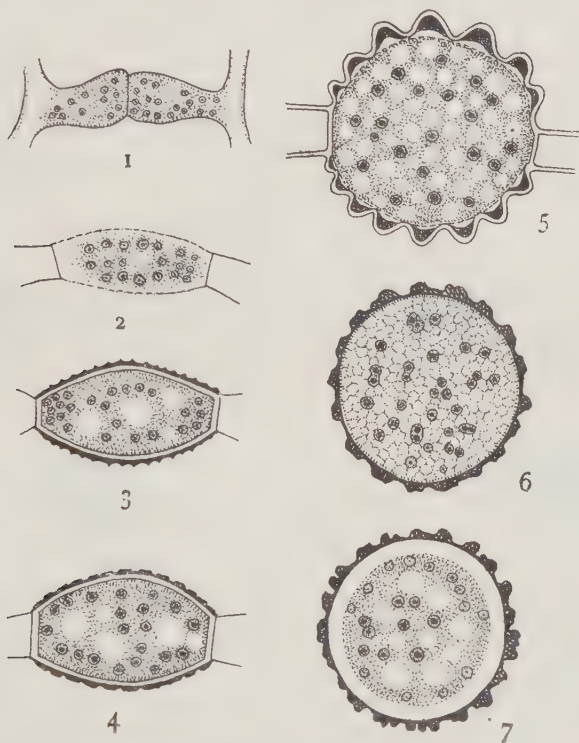


Fig. 16. — *Mucor fragilis*. — 1 à 5, divers stades de la fécondation; 6, fusions des noyaux de la zygospore; 7, stade où les fusions nucléaires sont terminées (d'après DANGEARD).

de ces deux gamètes donne un œuf dont la paroi s'épaissit ordinairement. Puis, comme DANGEARD (1906 p. 645) l'a établi pour *Mucor fragilis* et *Sporodinia grandis*, les nombreux noyaux s'unissent deux à deux, un noyau de l'un des gamètes avec un noyau de l'autre gamète (fig. 16).

Chez de nombreuses Mucorinées peuvent naître des azygospores, c'est-à-dire des formes de résistance qui ont la même structure que les zygosporés typiques, mais qui sont souvent moins volumineuses, et d'origine parthénogénétique.

VAN TIEGHEM (1875 p. 72, 73, 90) écrit, à propos des phénomènes sexuels chez *Spinellus fusiger* (*Mucor fusiger* LINK.) : « Parfois, les deux renflements, réfléchis l'un vers l'autre comme d'habitude, n'arrivent pas à se toucher. Ils se cloisonnent cependant, et les corps protoplasmiques des deux cellules en regard ne s'en individualisent pas moins ; mais, dans l'impossibilité où ils sont de se mêler et de se pénétrer, ils s'entourent chacun d'une membrane propre incolore, lisse, et qui devient cartilagineuse ; ils grossissent ensuite, et la membrane morte des deux cellules ainsi rajeunies se colore autour d'eux en brun, et finalement en noir. On obtient, en un mot, en face l'une de l'autre, deux azygospores hémisphériques, deux œufs formés sans fécondation, par parthénogénèse, capables de germer plus tard à la manière des vraies zygosporés. Ce cas n'est pas très rare dans le *Spinellus fusiger* (fig. 17). »

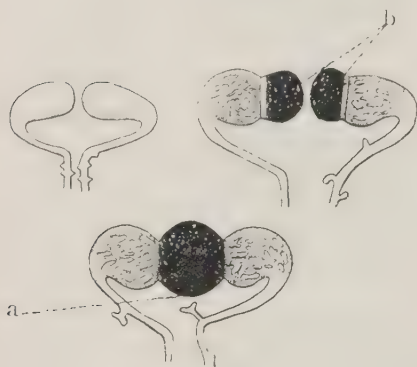


Fig. 17. — *Spinellus fusiger*. — Formation d'un œuf a, et de deux azygospores b (d'après VAN TIEGHEM).

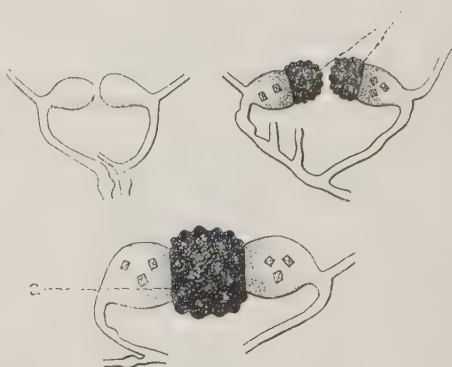


Fig. 18. — *Sporodinia grandis*. — Formation d'un œuf a, et de deux azygospores b (d'après VAN TIEGHEM).

A un autre endroit, l'auteur s'occupe de *Sporodinia grandis* LINK. : « La différence sexuelle est assez peu marquée ici, dit-il, pour ne s'accuser au dehors par aucun caractère appréciable ; elle pourra donc être assez facilement rachetée en certains points par l'appareil végétatif. Aussi n'est-il pas rare, on le sait, quand les deux rameaux renflés n'ont pas pu s'allonger assez pour venir se souder l'un à l'autre, de voir les deux cellules en regard rajeunir séparément leurs corps protoplasmiques, et produire chacune une azygospore hémisphérique (fig. 18). »

Dans le *Mucor tenuis*, d'après BAINIER (1883, pl. 19, fig. 11), les cellules gamètes des rameaux deviennent immédiatement sans copulation, et même sans aucun contact des gamètes, des azygospores (fig. 19 C). Dans d'autres cas (*Mucor racemosus*), les mêmes cellules arrivent au contact, mais ne se fusionnent pas, et mûrissent séparément en donnant des azygospores (fig. 19 B).

Rhizopus nigricans, *Absidia capillata* et *septata*, *Sporodinia grandis*, *Spinellus fusiger*, *Mucor erectus*, et aussi *Mucor neglectus* et *tenuis* dont on ne connaît pas les zygosporos, produisent des azygospores (FISCHER [1892 p. 170]).

VAN TIEGHEM (1875) voit dans la faible différenciation des gamètes de beaucoup de Mucorinées, une raison de la fréquence de la parthénogénèse dans ce groupe. Ce savant écrit, à propos de *Spinellus fusiger* et de *Sporodinia grandis*: « Les deux cellules conjuguées, comme les rameaux renflés qui les portent, ne présentent pas la moindre différence appréciable dans leur forme et dans leur grandeur. La différence sexuelle y atteint donc son minimum. On conçoit dès lors que, dans ces deux genres, la pénétration réciproque des deux corps protoplasmiques soit moins nécessaire qu'ailleurs pour constituer un œuf fécond..... De même, une parthénogénèse locale et accidentelle, comme celle de *Spinellus* et de *Sporodinia*, se produira

toutes les fois que la différence sexuelle sera assez faible pour pouvoir être localement compensée par l'appareil végétatif. Enfin, si la différence sexuelle est plus profonde, et s'accuse au dehors par quelque caractère frappant, la compensation ne pouvant plus avoir lieu par l'appareil végétatif, exigera toujours pour s'opérer le mélange direct des deux corps différenciés, c'est-à-dire l'acte

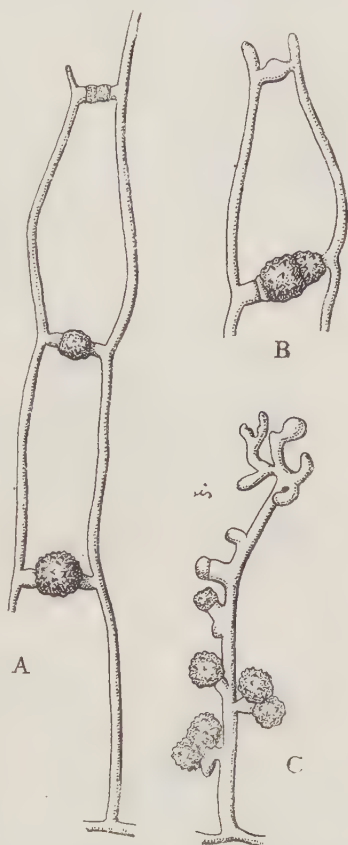


Fig. 19. — A. *Mucor racemosus* : formation normale de zygosporos; B. *Mucor racemosus* : formation d'azygosporos; C. *Mucor tenuis* : rameau portant des azygosporos (d'après BAINIER).

fécondateur. Aussi, ne trouve-t-on pas d'œufs nés sans conjugaison, pas d'azygospores, chez les *Phycomyces* où la différence sexuelle est plus profonde et mieux marquée. »

VAN TIEGHEM (1875) voit donc dans la formation des azygospores une sorte d'autogamie, possible quand la différence sexuelle est assez faible pour qu'un sexe n'apporte rien à l'autre que celui-ci ne soit susceptible de fournir lui-même, impossible quand les deux sexes sont nettement et visiblement différents.

Saprolégniées. — Dans la famille des Péronosporées, on rencontre surtout la vraie fécondation. Les Saprolégniées, au contraire, se multiplient presque uniquement par parthénogénèse.

DE BARY (1884) a attiré l'attention sur la dégradation que subit la sexualité dans les Saprolégniées. On y constate, en effet, l'avortement progressif, puis la disparition complète des anthéridies. Dans

certaines espèces, cette suppression n'affecte que quelques individus (*Sapr. mixta* par exemple); tandis que dans d'autres (telles que *Sapr. monilifera*) les anthéridies sont toujours absentes.

PRINGSHEIM (1874 p. 192) a le premier établi que plusieurs espèces de Saprolégniées peuvent produire des œufs sans fécondation. Il en est ainsi pour *Saprolegnia monilifera* et pour *Sapr. mixta* forme *agama* (DAVIS [1903]).

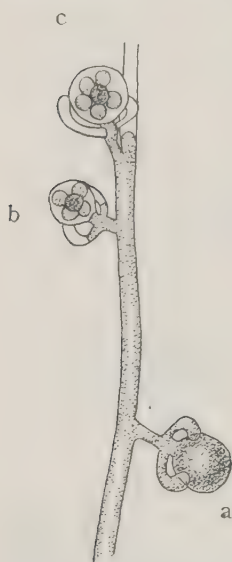


Fig. 20. — *Achlya racemosa*. — Rameau portant trois oögones et des anthéridies; avant (a) et après (b et c) la délimitation de l'oögone et de l'anthéridie : b avec six oögones; c avec sept oögones (d'après DE BARY).

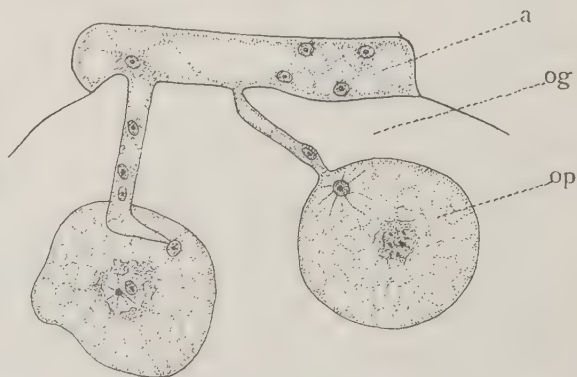


Fig. 21. — *Achlya debaryana*. — Coupe d'un oögon accompagné d'une anthéridie, au moment de la fécondation; a, anthéridie; og, cavité de l'oögon; op, oosphère (d'après Trow).

Il est certain, cependant, que beaucoup d'espèces produisent des anthéridies; mais, suivant DE BARY (1884 p. 154), ces anthéridies ne fournissent aucune substance aux oosphères (fig. 20). Pour-

tant, TROW (1904 p. 552) a vu chez *Achlya debaryana* un noyau mâle s'unir au noyau de l'oosphère (fig. 21). En réalité, l'existence de la parthénogénèse n'est certaine que pour les Saprolégniées dépourvues d'anthéridies.

KLEBS (1899 p. 562), cependant, a montré que la parthénogénèse peut exister chez les espèces où la fécondation a lieu normalement. Ainsi, *Saprolegnia mixta* cultivée dans une solution d'hémoglobine, de malate d'ammoniaque et de leucine, ne peut plus former d'anthéridies. Malgré l'absence complète et provoquée d'anthéridies, il se forme de nombreux œufs parthénogénétiques, semblables aux œufs fécondés. KLEBS (1899 p. 563) conclut à une parthénogénèse facultative. Mais il constate cependant que, dans les conditions normales,

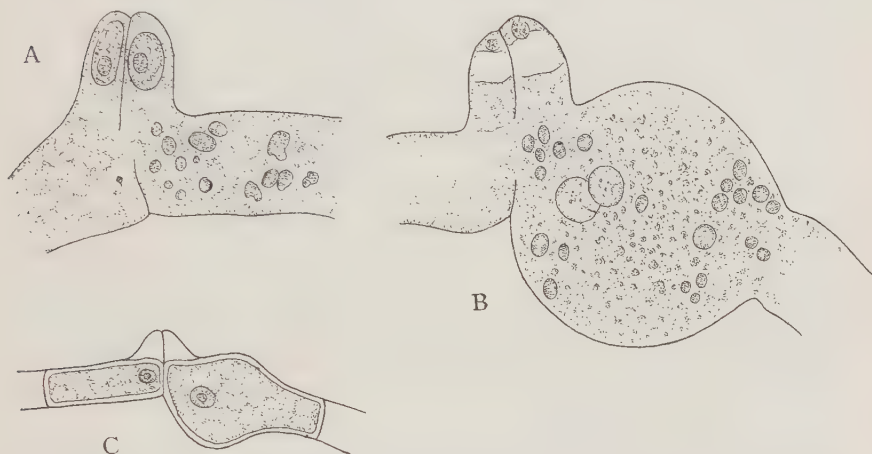


Fig. 22. — *Basidiobolus ranarum*. — A et B, deux stades de la formation des zygospores (d'après FAIRCHILD); C, formation d'azygospores (d'après RACIBORSKI).

sur des mouches mortes par exemple, un dixième à un cinquième seulement des oogones sont pourvus d'anthéridies, et qu'une partie de ces oogones se développe parthénogénétiquement. KLEBS admet que la formation des anthéridies est provoquée par une excitation, due à un agent chimique né dans l'oogone.

DAVIS (1903) a étudié le développement de l'oogone de *Saprolegnia mixta* forme *agama*, dans une culture pure absolument privée d'anthéridies, et dont toutes les oosphères se sont développées parthénogénétiquement. Cet organe, polynucléaire au début, perd tous ses noyaux sauf un. L'oosphère est donc uninucléée. Cependant, l'auteur a observé quelquefois la persistance de deux noyaux dans l'oosphère. Mais il n'a pas pu constater la fusion de ces deux noyaux.

RACIBORSKI (1896 p. 125) assiste à la production d'azygospores,

dans certaines conditions, chez *Basidiobolus ranarum* EIDAM, champignon voisin des Saprolégniées. La figure 22 permet de se rendre compte du mode de formation des azygospores et des zygospires.

ASCOMYCÈTES

On sait aujourd'hui, grâce aux travaux de CLAUSSEN, d'OVERTON, de DANGEARD, d'HARPER, de LOTSY et d'autres auteurs, que parmi les très nombreuses espèces de ce groupe la sexualité se rencontre fréquemment. Les recherches les plus récentes montrent aussi que l'apomixie existe chez ces Champignons.

Quelques auteurs admettent que la sexualité typique existait au début chez les Ascomycètes. Il en résulte que les formes où la sexualité a perdu sa netteté, ou encore celles où la sexualité a disparu, doivent être considérées comme des formes devenues apomixiques par perte de sexualité. On peut trouver tous les degrés intermédiaires, entre les formes chez lesquelles les organes sexuels sont encore normalement constitués, mais ne fonctionnent plus, et les formes où ces organes ont complètement disparu.

La reproduction sexuelle normale des Ascomycètes consistait dans la fusion de gamètes mâles formés dans des anthéridies, et de gamètes femelles nés dans des oogones (appelés aussi parfois asco-gones et carpogones). L'union de ces gamètes donnait naissance à l'organe générateur d'hyphes ascogènes.

Ascomycètes supérieurs. — Au point de vue de la sexualité des Ascomycètes supérieurs, trois théories sont en présence :

1° L'une place la sexualité à l'origine du périthèce, et admet qu'à l'origine de l'asque il se produit une fusion nucléaire de signification obscure (HARPER);

2° L'autre conteste la sexualité à l'origine du périthèce, et admet que la fusion nucléaire de l'asque représente la sexualité (DANGEARD);

3° La troisième théorie place bien la sexualité à l'origine du périthèce, mais elle suppose que les noyaux mâles et femelles restent accolés dans l'œuf sans se fusionner, et subissent des mitoses conjuguées pendant le développement du périthèce, pour ne se confondre que dans l'asque (CLAUSSEN).

Fusion nucléaire à l'origine du périthèce (Fusion harpérienne). — Voici ce que HARPER (1900) dit avoir observé chez *Pyronema con-*

fluens : On observe au début des périthèces, des couples de cellules qui sont des organes sexuels. Chaque couple (fig. 23) est formé d'une grosse cellule qui représente un organe femelle, et d'une petite cellule plus mince et plus allongée, qui est une anthéridie. Les deux cellules sexuelles renferment chacune un grand nombre de noyaux. Avant la fécondation, la cellule femelle se divise par une cloison transversale en deux cellules; la supérieure devient le trichogyne

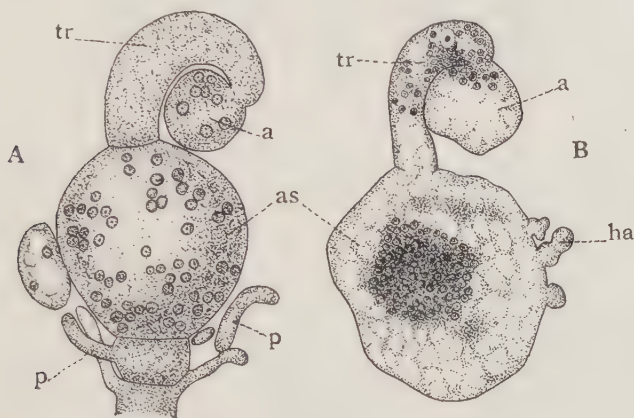


Fig. 23. — *Pironema confluens*. — A, anthéridie (a) et ascogone (as) en coupe longitudinale. La paroi entre l'anthéridie et le trichogyne (tr) est résorbée. p, hyphes enveloppant l'ascogone. — B, la paroi séparant le trichogyne de l'ascogone est résorbée et les noyaux de l'anthéridie se rendent dans l'ascogone; ah, hyphes ascogènes (d'après HARPER).

dont le contenu ne tarde pas à dégénérer; l'inférieure, plus grande, représente l'oogone. Au moment de la fécondation, l'anthéridie s'anastomose avec le trichogyne par son extrémité supérieure, son protoplasma et ses noyaux se déversent dans cette cellule, dont le contenu s'est résorbé, puis la cloison qui sépare le trichogyne et l'oogone se résorbe, et laisse passer le contenu de l'anthéridie dans l'oogone. L'œuf produit ensuite un grand nombre d'hyphes ascogènes, dans lesquels s'introduisent les noyaux copulés.

Fusion nucléaire à l'origine de l'asque (Fusion dangeardienne).

Les jeunes asques sont toujours le siège d'une fusion nucléaire. Ce phénomène découvert chez *Pustularia vesiculosa* (fig. 24) par DANGEARD, est constant chez les Ascomycètes supérieurs; il a été retrouvé par DANGEARD, même dans les genres tels que *Monascus* et *Gymnoascus*, où MISS DALE (1903), BARKER (1903), IKENO (1903) et OLIVE (1905) n'avaient pas pu le constater. Il a été vu dans un très grand nombre d'espèces, non seulement par DAN-

GEARD, mais par tous les auteurs qui se sont occupés de la question de la sexualité des Ascomycètes.

Ainsi, chez toutes les espèces dont le périthèce aurait comme origine un œuf fécondé, on constaterait deux fusions nucléaires, l'une

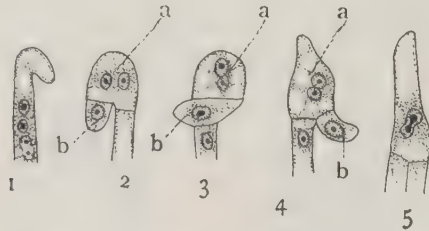


Fig. 24. — *Pustularia vesiculosa*. — Formation de l'asque. — 1, extrémité d'hyphe ascogène avec (en haut) deux noyaux au repos, et (au-dessous) un noyau en mitose; 2, 3 et 4, crochets avec une cellule bombée bi-nucléée (a) destinée à former l'asque; 5, les deux noyaux de la cellule bi-nucléée se fusionnent, pendant que cette dernière s'allonge en vue de sa transformation en asque (d'après DANGEARD).

qui se produirait dans la copulation de l'oogone et de l'antheridie, et l'autre qui aurait lieu dans l'asque. VUILLEMIN (1907) a désigné l'un des premiers la première fusion, sous le nom de fusion harpérienne, et réserve à la seconde celui de fusion dangeardienne.

DANGEARD (1894) admet, depuis 1894, que la fusion nucléaire qu'il a découverte dans l'asque représente la seule fécondation des Ascomycètes, et il s'efforce depuis de nier formellement l'existence de la fusion harpérienne. Cet auteur a montré que les organes sexuels décrits par HARPER dans les genres *Sphaerotheca* (fig. 25), *Pyro-*

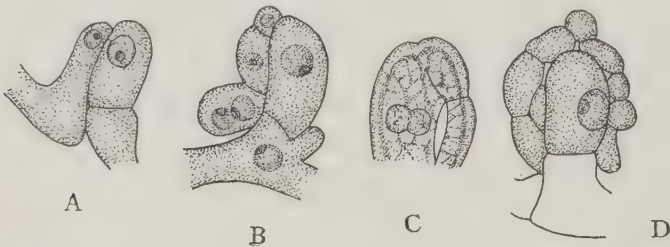


Fig. 25. — *Sphaerotheca castagnei*. — A, Oogone et antheridie accolés (l'antheridie n'est pas encore séparée du filament mycélien qui lui a donné naissance); B, antheridie séparée de son pédicelle; C, résorption de la paroi séparant l'antheridie de l'oogone, et pénétration du noyau de l'antheridie dans l'oogone; D, oogone fécondé et enveloppé de filaments nés du pédicelle de l'antheridie (d'après HARPER).

nema (fig. 23) (1895 et 1900) et par d'autres auteurs dans les genres *Monascus*, *Erysiphe*, *Ascodesmis*, existent effectivement. Mais il a pu prouver, dans tous les cas, que les noyaux de l'antheridie ne fusionnent jamais avec les noyaux de l'oogone (fig. 26). Ces organes sexuels ne seraient, d'après lui, que des témoins d'une reproduc-

tion ancestrale aujourd'hui disparue; ils ont cessé d'être fonctionnels, et l'anthéridie que DANGEARD désigne sous le nom de « trophogone » n'a plus qu'un rôle nutritif vis-à-vis de l'oogone, dont le développement est devenu parthénogénétique.

Si peu d'auteurs admettent l'interprétation de DANGEARD, un assez grand nombre d'observations sont cependant en faveur de sa théorie. KUYPER (1905) a vu que, chez *Monascus Barkeri* et *purpureus*, il n'y a jamais passage du contenu de l'anthéridie dans l'oogone.

RAMLOW (1906) a constaté que, dans le *Thelebolus stercoreus*, il n'existe aucune trace de processus sexuel à l'origine du périthèce.

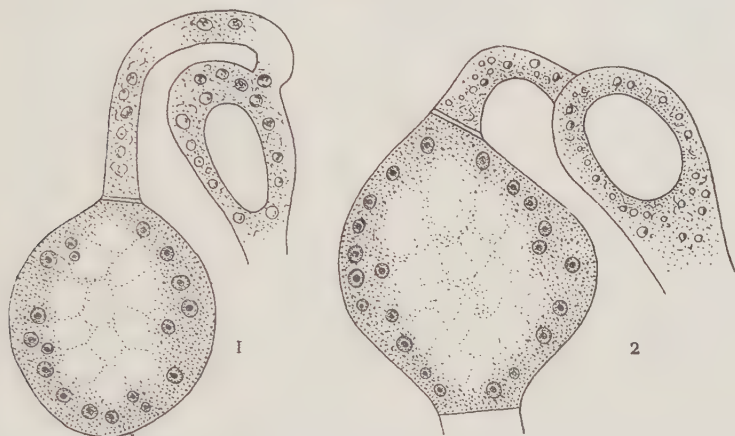


Fig. 26. — *Pyronema confluens*. — Développement parthénogénétique de l'oogone de *Pyronema confluens*. — 1 et 2, dégénérescence des noyaux de l'anthéridie et du trichogyne (d'après DANGEARD).

Il n'y a pas d'anthéridie, et le périthèce naît aux dépens d'un oogone sans copulation, et sans qu'aucun acte sexuel vienne compenser la copulation. Les asques se forment cependant par le processus décrit par DANGEARD, et après fusion nucléaire.

BROWN (1909) décrit dans une race de *Pyronema confluens*, des processus qui s'écartent notablement de ceux décrits par HARPER (Voir p. 61). Les noyaux des anthéridies dégénèrent et ne passent jamais dans le trichogyne. L'oogone ne présente aucune fusion nucléaire. La seule fusion nucléaire que l'on rencontre s'effectue entre les deux noyaux de l'asque.

De même, chez *Polystigma rubrum* D. C., parasite sur les feuilles de *Prunus*, la fécondation n'a jamais pu être observée, malgré l'existence d'anthéridies et d'oogones (LOTSY 1907 p. 424).

WINGE (1911), MAC CUBBIN (1910), A. MEYER (1902), BROOKS

(1910). WALLORY (1911). FAULL (1905), ont vérifié l'existence de la fusion dangeardienne dans un assez grand nombre d'espèces.

Ainsi, les Ascomycètes auraient perdu leur fécondation, dont l'anthéridie et l'oogone seraient les vestiges; les périthèces se développeraient parthénogénétiquement.

Dans tous les cas où l'oogone des Ascomycètes n'est pas fécondé, — et nous venons de voir que c'est la règle; — la numération des chromosomes n'ayant pas été faite, nous ne savons pas s'il s'agit de parthénogénèse somatique ou générative, et c'est ce qui justifie l'étude des Ascomycètes dans ce chapitre.

Lachnea (Peziza) stercorea PERS. — L'ascogone polynucléaire de cette espèce porte, d'après FRASER (1907), un trichogyne à 4 ou 6 cellules, dont la cellule terminale fusionne parfois avec une anthéridie polynucléaire. Mais comme les noyaux de cette anthéridie n'arrivent pas dans l'ascogone, et qu'en outre les anthéridies sont souvent mal formées, on ne peut voir dans cette fusion aucun phénomène sexuel normal. Les noyaux de l'ascogone se fusionnent deux à deux (Parthénomixie de WINKLER [1908 p. 28]).

FRASER (1908 p. 42) rapproche cette fusion des noyaux de l'ascogone, de la pseudomixie des Fougères. Mais WINKLER (1908 p. 27) fait remarquer que ces deux phénomènes ne sont pas entièrement comparables, parce que, chez *Lachnea stercorea*, les phénomènes se déroulent à l'intérieur d'un organe femelle typiquement formé, de sorte que, comme dans la vraie parthénogénèse, le sporophyte naît d'un gamète femelle non fécondé par une autre cellule génératrice, tandis que dans la pseudomixie interviennent des éléments purement végétatifs, non différenciés en cellules reproductrices. BLACKMAN et FRASER (1905 p. 362) décrivant ce gamète femelle, disent qu'il « possède une propriété très frappante : celle de se fertiliser lui-même ».

Chez *Humaria rutilans* FRIES, étudiée par FRASER (1908), il ne se forme pas d'organes sexuels, et les hyphes ascogènes naissent de cellules mycéliennes où, dès le début du développement, on observe de nombreuses fusions nucléaires. Les noyaux qui s'unissent ne naissent pas tous dans ces cellules mycéliennes multinucléaires; ils proviennent parfois d'une cellule voisine par émigration. Il se produit alors une vraie pseudomixie.

À côté des Ascomycètes apomixiques, chez lesquels les organes sexuels ont conservé leur forme typique, on peut citer les champignons du même groupe où existent encore des anthéridies et des oogones, mais dont les oogones n'ont pas de trichogyne; et aussi les

formes dans lesquelles les organes mâles ont complètement disparu, malgré la persistance des oogones.

Humaria granulata QUÉL., étudiée par BLACKMAN et FRASER (1905) est aussi absolument dépourvue d'anthéridies, et malgré cela son ascogone (oogone) forme régulièrement des hyphes ascogènes.

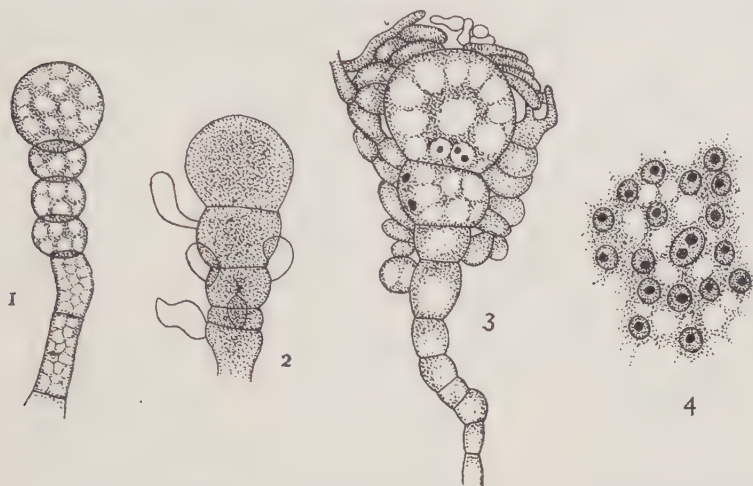


Fig. 27. — *Humaria granulata*. — 1, branche femelle surmontée de l'oogone; 2, formation des hyphes de protection aux dépens des cellules de la branche femelle situées au-dessous de l'oogone; 3, oogone entouré par les hyphes de protection; 4, portion de l'oogone montrant la fusion par paire des noyaux femelles (d'après BLACKMAN et FRASER).

Les cellules, toujours polynucléaires, de ce champignon, présentent parfois des fusions nucléaires (fig. 27). L'ascogone peut présenter ainsi le phénomène de la parthénomixie (WINKLER 1908 p. 28).

Ascomycètes inférieurs. — La parthénogénèse n'est pas rare parmi les Endomycétacées et les Saccharomycétacées.

Endomycétacées. — On constate, parmi les Endomycétacées normalement sexuées, de nombreuses parthénogénèses. Dans *Endomyces fertilis*, GUILLIERMOND (1909) a montré qu'il en existe de nombreux cas. Souvent, deux prolongements émis par deux cellules voisines en vue de la copulation, cheminent côte à côte sans s'anastomoser. L'un et l'autre se renflent et produisent séparément un asque. Parfois aussi, une cellule intercalaire d'un filament, en se renflant, produit un asque parthénogénétique. Généralement, les asques parthénogénétiques se distinguent des asques dérivés d'une copulation, par leurs plus petites dimensions, et par leurs ascospores dont le nombre est variable et inférieur à 8.

GUILLIERMOND (1909) a montré que *E. fibuliger*, champignon voisin de *E. fertilis* où il a décrit la copulation, est devenu entièrement parthénogénétique. Cependant, les asques conservent encore des vestiges de la sexualité primitive. Parfois, ils naissent isolément par simple bourgeonnement latéral ou terminal des filaments; mais dans beaucoup de cas, ils se forment aux dépens d'une anastomose qui relie deux cellules voisines, et par le procédé suivant :

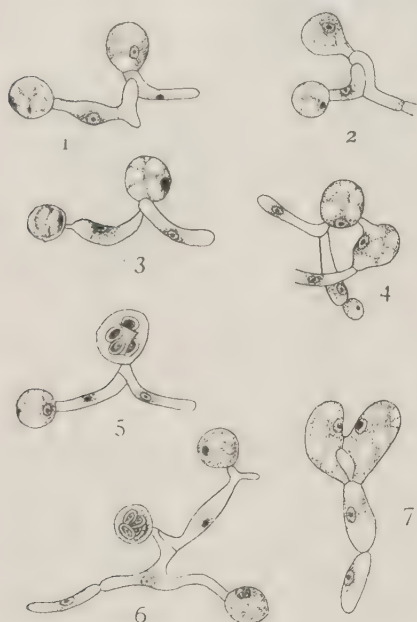


Fig. 28. — *Endomyces fibuliger*. — Formation apomixique de l'asque (d'après GUILLIERMOND).

deux articles contigus du mycélium émettent chacun une protubérance. Les deux protubérances s'anastomosent, mais la cloison qui les sépare ne se résorbe généralement pas, et en tout cas, il ne s'effectue aucun mélange entre les contenus des deux articles anastomosés. L'une des protubérances arrête son développement, l'autre s'allonge, se recourbe sur la première et donne naissance par bourgeonnement à un asque tétrasporé (fig. 28). Dans quelques cas, les deux protubérances cheminent côte à côte sans s'anastomoser et forment chacune un renflement qui devient une cellule-mère d'asque; puis les deux cellules-

mères ainsi constituées se relient l'une à l'autre par une sorte de canal de copulation dont la cloison mitoyenne ne se résorbe pas. Il arrive aussi que les extrémités d'un filament forment par cloisonnement successif une chaîne de cellules qui se renflent et se transforment en asques. Il se produit aussi parfois des anastomoses reliant des asques l'un à l'autre.

Ces anastomoses prouvent que, toute sexualité ayant disparu, les cellules destinées à former les asques qui doivent être considérées comme des gamètes parthénogénétiques, n'en conservent pas moins une certaine attraction sexuelle. On est frappé de la ressemblance qui existe entre *E. fibuliger* et *E. fertilis* au point de vue de la formation des asques. Dans l'un et l'autre, deux cellules contiguës produisent des protubérances qui cherchent à s'unir. Dans *E. fer-*

tilis, elles réussissent généralement à former un œuf, tandis que chez *E. fibuliger*, elles échouent constamment dans leurs tentatives.

Pour GUILLIERMOND (1911 p. 482), il n'est pas douteux que les anastomoses qui précèdent la formation des asques dans ce dernier champignon, représentent des vestiges d'une reproduction ancestrale analogue à celle qui se produit encore dans *E. fertilis*, dont *E. fibuliger* est d'ailleurs très voisin.

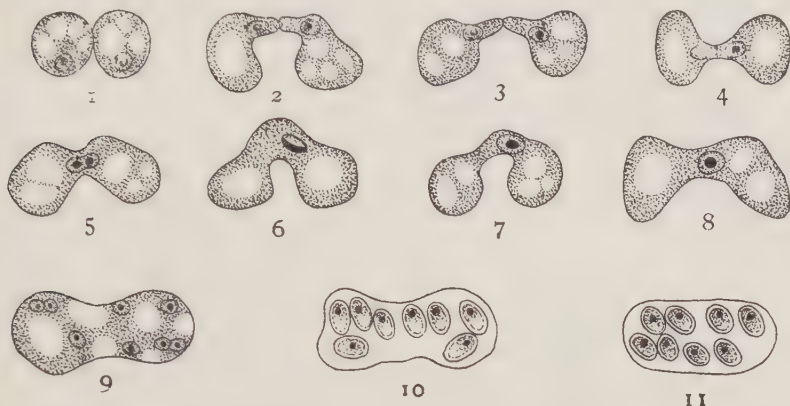


Fig. 29. — *Schizosaccharomyces octosporus*. — 1, deux gamètes accolés; 2 à 4, réunion de deux gamètes; 5 et 6, fusion nucléaire; 7 et 8, stades succédant à la fusion nucléaires 9, zygospore dans laquelle le noyau a formé, par trois divisions successives, huit noyaux; 10 et 11, asques mûrs (d'après GUILLIERMOND).

Saccharomycétacées. — Dans les Saccharomycétacées, la sexualité s'est conservée avec de nombreux cas de parthénogénèse, dans quelques formes archaïques (*Schizosaccharomyces*, *Debaryomyces globosus*, *Guilliermondia*) (fig. 29) pour disparaître dans les autres formes.

GUILLIERMOND (1910 et 1912) a signalé récemment des exemples intéressants de parthénogénèse dans des levures nouvelles, *Schwanniomyces occidentalis* et *Torulaspora Rosei*. Dans ces levures, les asques se développent toujours par parthénogénèse, mais ils conservent des vestiges d'attraction sexuelle. Les cellules

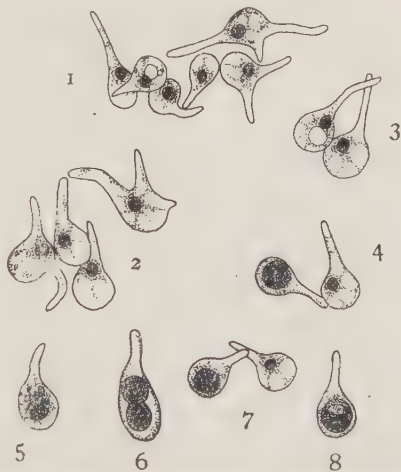


Fig. 30. — *Torulaspora Rosei*. — Formation apomixique de l'asque. — 1 à 3, cellules se préparant à sporuler et formant des diverticules en vue de la copulation; 4 à 8, cellules pourvues de diverticules, et se transformant en asques sans avoir pu réussir à copuler (d'après GUILLIERMOND).

ascogènes émettent, en effet, au moment de leur formation, des sortes de protubérances ou d'éperons, au moyen desquels elles cherchent à s'anastomoser deux à deux (fig. 30). Parfois ces protubérances arrivent à se rejoindre, mais jamais la cloison mitoyenne qui divise le canal de copulation ne se résorbe, et chacune des cellules se transforme en asque parthénogénétique.

Dans la plupart des levures, les asques naissent par parthénogénèse et n'offrent plus aucune trace de sexualité.

Hémiascées. — Dans les Hémiascées, la parthénogénèse semble être la règle. Sauf dans le *Dipodascus albidus* et les *Endogone lactiflua* et *Ludwigii*, partout ailleurs l'asque résulte d'une cellule plurinucléée, sans qu'aucun phénomène sexuel intervienne.

Ces faits ont été mis en lumière par les recherches : de M^{lle} PORTA (1899) sur les asques de *Protomyces Bellidis* et *macrosporus* ; de DANGEARD (1903) sur les asques de *Protomyces macrosporus* et de *Protascus subuliformis* ; de JUEL (1901, 1902) sur les asques de *Taphridium umbelligerarum* et *algeriense* ; de BUCHHOLTZ (1911) sur ceux de *Endogone macrocarpa* et *microcarpa*. Ces auteurs ne constatent aucune fusion nucléaire dans l'asque.

BASIDIOMYCÈTES

Les recherches de DANGEARD (1895) ont démontré, dans un grand nombre de Basidiomycètes, que la baside offre toujours au début de son développement deux noyaux, et que ces noyaux se fusionnent avant la formation des basidiospores (fig. 31 et 32). Aussitôt après cette fusion, le noyau qui en résulte se divisant en vue de la formation des basidiospores, subirait une réduction chromatique. DANGEARD considère cette fusion comme un véritable processus sexuel.

JUEL (1897 et 1898), et PERROT (1897) ont confirmé les observations de DANGEARD. WAGER (1899), RUHLAND (1901), MAIRE (1902) confirment de même les faits signalés par DANGEARD.

Si la fusion nucléaire de la baside des champignons de ce groupe est considérée comme de nature sexuelle, le genre *Godfrinia* représente un cas de parthénogénèse. MAIRE (1902) a proposé de créer le nouveau genre « *Godfrinia* » pour deux Agaricinées : *Hygrophorus conicus* et *H. ceraceus*. Les basides de ces deux espèces sont en effet

uninucléées, et ne présentent par conséquent pas de fusion nucléaire. Ces deux espèces sont donc parthénogénétiques.

FRIES (1911) a confirmé entièrement les résultats publiés par MAIRE. Il observe toujours un seul noyau dans la baside de *Godfrinia conica*. Ce noyau subit une mitose, et les deux noyaux-filles qui en résultent s'introduisent dans les deux basidiospores. Ainsi, tandis que

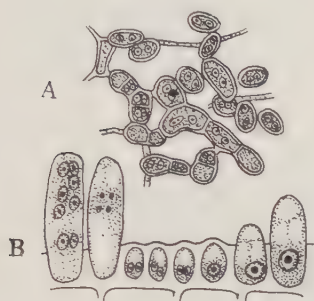


Fig. 31. — *Exoascus deformans*. — A, mycélium végétatif à cellules bi-nucléées; B, divers stades de la fusion nucléaire et de la formation des asques (d'après DANGEARD).

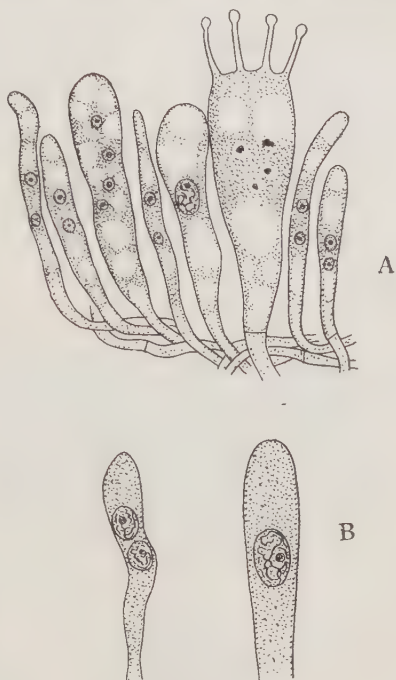


Fig. 32. — A, *Hydnangium repandum* : Formation des basides. Les jeunes basides offrent deux noyaux qui se fusionnent ensuite (d'après DANGEARD); B, *Cantharellus cinereus* : Fusion nucléaire pendant la formation de la baside (d'après MAIRE).

dans les autres Basidiomycètes, on trouve, dans les jeunes basides, deux noyaux qui se fusionnent, il n'y a chez *Godfrinia conica* qu'un seul noyau dans la baside. FRIES admet avec MAIRE que cette espèce est parthénogénétique.

Urédinées. — Les premières indications sur la sexualité des Urédinées sont dues aux travaux de DANGEARD et SAPPIN-TROUFFY; de POIRAULT et RACIBORSKI.

DANGEARD et SAPPIN-TROUFFY (1893) ont montré que les écidiospores offrent toujours deux noyaux (fig. 33) accolés et se divisant simultanément. Ces noyaux ont chacun deux chromosomes. A partir de ce stade, on observe toujours deux noyaux dans toutes les cellules, c'est-à-dire dans le mycélium qui résulte de la germination des écidiospores, dans les urédospores et dans le mycélium qui en dérive, et dans les jeunes téléospores. Ce n'est qu'à partir de ces

dernières que s'arrête cette longue série de générations de cellules bi-nucléées.

Pendant l'épaississement de la membrane de la téléutospore, on constate, en effet, que les deux noyaux se fusionnent en un seul très gros noyau qui renferme quatre chromosomes. A la germination de la téléutospore, ce noyau subit deux mitoses successives nécessaires à la formation des quatre cellules du promycélium, et c'est au cours de ces divisions que s'effectue la réduction chromatique. Dès la prophase de la première mitose, on ne compte plus que deux chromosomes.

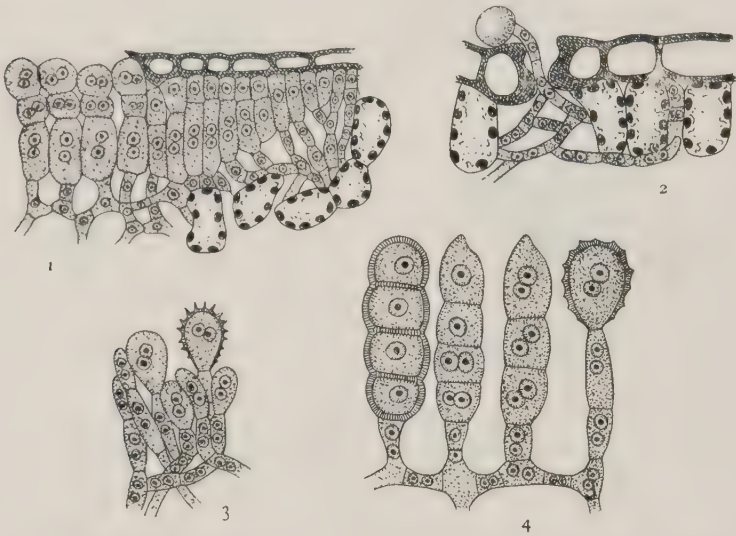


Fig. 33. — *Phragmidium violaceum*. — 1, à droite, le mycélium donne des rameaux producteurs d'écidiospores dont les cellules se divisent en une cellule supérieure stérile et en une cellule inférieure fertile, cette dernière renfermant deux noyaux. A gauche, les cellules fertiles germent en chapelets d'écidiospores. 2, germination d'une écidiospore; 3, urédospores à différents stades de leur développement; 4, téléutospores à différents stades de leur développement, montrant les fusions nucléaires (d'après BLACKMAN).

Dans une Urédinée, il y aurait deux tronçons : le sporophyte qui commence à l'écidiospore et se termine à la téléutospore, et le gamétophyte qui va de la téléutospore à l'écidie.

DANGEARD et SAPPIN-TROUFFY considèrent cette fusion nucléaire comme une véritable fécondation. La longue lignée de cellules bi-nucléées qui commence à l'écidiospore pour aboutir à cette fusion aurait pour rôle, d'après ces auteurs, de préparer la fécondation, en séparant les noyaux sexuels par de nombreuses générations, et en réalisant ainsi l'amphimixie. La téléutospore aurait ainsi la valeur d'un œuf.

POIRAULT et RACIBORSKI (1895) observent les mêmes phénomènes, mais refusent de voir une véritable fécondation dans cette fusion qui survient dans la téléutospore.

Le caractère de sexualité qui s'attache à la fusion nucléaire observée dans les téléutospores des Urédinées, disparaît chez les Endophyllées qui sont dépourvues de téléutospores. Les écidiospores fournissant, comme ces dernières, un promycélium dans leur germination, on pouvait supposer que la fusion nucléaire existe dans les écidiospores. Mais SAPPIN-THOUFFY (1896) et MAIRE (1910) ont montré qu'il n'en est rien, et qu'aucune karyogamie n'a lieu dans l'écidiospore. Cependant, il se forme un dikaryon (1) dans l'écidiospore. Tantôt (*Endophyllum Valerianæ tuberosæ*), l'un des noyaux disparaît par dégénérescence, d'après MAIRE; tantôt (*End. Euphorbia sylvaticæ*), d'après SAPPIN-THOUFFY, le dikaryon de l'écidiospore se maintient et subit une mitose conjuguée dont les produits s'isolent dans les cellules du promycélium. MAIRE observe les mêmes faits chez *End. Sempervivi*. Il y aurait ici un phénomène voisin de la parthénogénèse; mais il subsiste encore un vestige de sexualité dans la formation d'un dikaryon.

M^{me} MOREAU (1911) a signalé récemment une Urédinée indéterminée (peut-être une Endophyllée), dont les écidiospores ne renferment qu'un seul noyau. Ici, il n'y a donc plus de dikaryon, et la parthénogénèse paraît s'être définitivement installée.

Cependant, HOFFMANN (1911) a observé une variété d'*End. Sempervivi* dans laquelle la sexualité s'était conservée, et où le dikaryon se terminait dans l'écidiospore par une fusion nucléaire.

Tous les exemples cités montrent combien l'apomixie est fréquente chez les Champignons, dont la sexualité paraît être en voie de disparition.

MUSCINÉES

Hépatiques. — DACHNOWSKI (1907 p. 203), dans son étude sur *Marchantia polymorpha*, montra que la parthénogénèse naturelle et spontanée n'existe pas pour cette plante. Il chercha à produire la parthénogénèse expérimentale dans cette espèce : « Dans des cas

(1) MAIRE (1912) a donné le nom de dikaryon à une association de deux noyaux restés individualisés.

isolés, dit-il, cette forme de multiplication asexuelle a été produite artificiellement jusqu'à un certain stade. Cependant, les observations faites jusqu'ici sont si douteuses, l'action des solutions nutritives utilisées a été si variable, que la multiplication par parthénogénèse n'est pas encore constatée. »

LANG (1904) a observé un cas d'aposporie chez *Anthoceros lævis*. Le gamétophyte se forme aux dépens des cellules végétatives du sporogone. Comme l'asposporie est fréquemment liée avec l'apogamie ou la parthénogénèse, les recherches ultérieures sur les Hépatiques conduiront peut-être à la découverte d'une des deux sortes d'apomixie dans ce groupe.

Mousses. — Voici les données fournies par KERNER (1894 p. 460) : « Chez les Mousses, la parthénogénèse est un phénomène répandu..... Il y a plusieurs espèces, chez lesquelles on ne rencontre, dans un endroit déterminé, que des exemplaires porteurs de rudiments de fruits, et dans un autre endroit souvent éloigné de 100 milles, uniquement des exemplaires porteurs d'anthéridies. Ces espèces sont, par exemple : *Paludella squarrosa*, pourvue seulement d'anthéridies dans le nord du Tyrol, et de rudiments de fruits dans la Bohême; *Grimmia Hartmanni* munie d'anthéridies dans les Alpes et de fruits dans les Carpathes. *Neckera Besseri*; *Aulacomium turgidum*; *Bryum alpinum* et *Duvallii*; *Didymodon ruber*; *Barbula recurvifolia*; *Amphoridium Mougotii*; *Mnium insigne*; *Pterogonium gracile*; *Hypnum rugosum*; *Thuidium abietinum*, en sont encore des exemples.

Il est impossible que l'archégone d'une race de mousse croissant dans les Carpathes soit fécondé par les anthérozoïdes provenant d'une mousse croissant dans les Alpes; et si cependant des fruits naissent, cela ne peut arriver que par voie de parthénogénèse. Sans doute, chez toutes les espèces nommées, les fruits mûrs sont rares; mais il suffit qu'il y en ait, dans des conditions où l'on peut dire qu'une fécondation antérieure n'a pas eu lieu. »

Pour WINKLER (1908 p. 32), ces données, reproduites en 1896 par KERNER dans la deuxième édition de son ouvrage, ne peuvent pas être regardées comme suffisamment justifiées. Il donne, comme raison, la possibilité du transport des anthérozoïdes par les insectes, et l'existence souvent constatée des deux sexes sur un individu appartenant à une espèce normalement dioïque.

L'apogamie, c'est-à-dire la production d'un sporogone aux dépens d'une cellule végétative quelconque de la mousse feuillée, n'a jamais été observée.

STAHL (1876) et PRINGSHEIM (1898) ont montré que des fragments de sporophytes de différentes mousses (*Hypnum serpens* et *cupressiforme*, *Bryum caespitosum*, *Ceratodon purpureus*) peuvent former, aux dépens des cellules végétatives, un protonéma sur lequel naissent, selon la règle, des mousses feuillées, et par conséquent des gamétophytes. Nous sommes ici en présence du phénomène de l'aposporie.

Les noyaux des cellules du gamétophyte des mousses né aposporiquement, doivent posséder, d'après El et Em. MARCHAL (1907), le nombre diploïde de chromosomes. Ces deux auteurs ont réussi, pour la première fois, à élever des mousses nées aposporiquement, jusqu'à la maturité du sexe. CORRENS (1899) avait, le premier, tenté cette expérience. Il obtint, à partir de soies d'*Amblystegium serpens*, un protonéma, et une plantule^a au sujet de laquelle il ne donne aucun détail. BRIZI (1892) observe de même la naissance de mousses sur un protonéma d'origine sporophytique, qu'il trouve sur une capsule atrophiée de *Funaria hygrometrica*. El. et Em. MARCHAL ont pu, par des artifices de culture, déterminer l'aposporie chez une longue série de mousses : *Amblystegium serpens* SCH. et *A. subtile* SCH.; *Barbula convoluta* HEDW. et *B. muralis* TIMM.; *Bartramia pomiformis* HEDW.; *Brachythecium rutabulum* SCH.; *Bryum argenteum* L., *B. caespititium* L. et *B. capillare* L.; *Dicranoweisia cirrata* SCH.; *Funaria hygrometrica* HEDW.; *Mnium hornum* L.; *Plagiothecium denticulatum* BRID.; *Pohlia nutans* LINDB.

FILICINÉES

Depuis que FARLOW (1874) démontra pour la première fois que, chez *Pteris cretica*, la plante feuillée ne naît pas de l'oosphère fécondée, mais d'une autre partie purement végétative du prothalle, ce phénomène désigné par DE BARY (1878) sous le nom d'apogamie, a été constaté chez de nombreuses Fougères. Il peut exister trois modalités différentes, dans la naissance apomixique de la plante feuillée : 1^o elle peut se développer aux dépens de l'oosphère non fécondée, et nous assistons à un phénomène de parthénogénèse; 2^o elle peut provenir d'une ou de plusieurs cellules prothalliennes végétatives normales, et nous sommes en présence d'un cas d'apogamie; 3^o elle peut résulter enfin du développement de cellules prothalliennes, après fusion de chaque noyau avec un autre noyau émigré des cellules voisines, ce qui constituerait la pseudomixie.

L'examen cytologique renseigne, d'une façon précise, sur l'existence de ces divers modes de développement apomixique.

Les Fougères dont l'apogamie est connue sont assez nombreuses. On rencontre également la pseudomixie dans ce groupe. Mais nous ne savons rien de certain sur les causes de la formation apogame ou pseudomixique d'embryons, sur les prothalles des Fougères. On ne peut pas songer à la substitution d'un mode apomixique de reproduction à la reproduction sexuelle disparue, car on a démontré expérimentalement, chez *Pilularia* notamment (ARCANGELI 1876), que si les archégones d'une fougère demeurent tous non fécondés, tout le prothalle périt, ou forme tout au plus des excroissances propagatives.

JEFFREY (1896 p. 284), en étudiant *Botrychium virginianum*, est amené à soupçonner l'apogamie dans cette plante et dans les plantes du même groupe.

GÖBEL (1879) a observé chez *Isoetes* la production de pousses adventives, qui naissent à la place normalement occupée par les sporanges, et qui fournissent immédiatement des sporophytes identiques à celui qui leur a donné naissance. Le phénomène de l'apogamie n'est pas réalisé dans ce cas, c'est une simple propagation végétative.

GYMNOSPERMES

Cycadées. — La tendance à la parthénocarpie, que présentent beaucoup de Cycadées, est une cause d'erreur très importante dans l'étude des phénomènes parthénogénétiques chez ces plantes. Les anciennes données relatives à la parthénogénèse des Cycadées (*Encephalartos*, *Crataegia*, etc...) ont été trouvées erronées (REGEL 1859 p. 30).

La parthénocarpie de *Cycas revoluta* L. a été étudiée cytologiquement par A. USTERI (1906). L'oosphère non fécondée peut se diviser un certain nombre de fois, sans atteindre cependant le développement d'un embryon. Il y a donc ici une ébauche de parthénogénèse. La parthénogénèse appartient, vraisemblablement, à la modalité générative.

Conifères. — De nombreuses recherches ont prouvé que, sans exception, les Conifères ont besoin de fécondation, et que, vraisemblablement, elles ne sont pas aptes à la parthénogénèse facultative ou à l'apogamie. Cependant, KIRCHNER (1904 a p. 78) écrit au sujet

de *Taxus baccata* : « L'If possède une *puissance de fructification* qui, jusqu'ici, semble ne pas avoir été remarquée, mais que l'on peut observer sur un arbre femelle complètement isolé, dans le voisinage de Sigmaringen, entre Bingen et Billalengen. Une petite partie des ovules de cet arbre croît sans pollinisation, en semences vides qui ne possèdent aucun manteau séminal, qui ont la forme d'un ovule grossi de 4-5 millimètres de diamètre, et qui sont pourvues d'un péricarpe solide brun, mais ne montrent à l'intérieur que quelques débris de tissu membraneux et rabougri. D'autres développent un manteau séminal et renferment un tissu nutritif, parfois même un embryon avorté. » WINKLER fait remarquer (1908 p. 36) que, s'il y a dans ces faits une preuve des dispositions de l'If à la vraie parthénogénèse, tous les Ifs femelles n'en sont pas capables, car il connaît des pieds femelles isolés qui ne présentent jamais les phénomènes observés par KIRCHNER.

Gnétacées. — LOTSY (1903) suppose l'existence de la parthénogénèse chez *Gnetum ula* BRONGN. Chez cette plante, il se développe au début de nombreux embryons, mais un seul atteint plus tard la maturité. Si tous ces embryons naissaient chacun à la suite d'un phénomène sexuel, le nombre des tubes polliniques ayant pénétré serait très élevé. Or, on n'est jamais parvenu à voir même un seul tube pollinique. Chez *Gnetum gnemon*, la fécondation est toujours indispensable à la formation des embryons. Les faits relatifs à *Gnetum ula* méritent d'être vérifiés.

ANGIOSPERMES

MONOCOTYLÉDONES

Pandanacées. — WARBURG (1900 p. 17) dans sa monographie du genre *Pandanus* écrit : « Les fruits de *Pandanus dubius*, d'après KURZ, produiraient par parthénogénèse des semences complètes capables de germer, et SOLMS regarde comme vraisemblable que d'autres espèces produisent des embryons adventifs; chez *P. pygmaeus*, il croit avoir observé des signes indicateurs de ce phénomène. » Il y a lieu de se demander si, dans ce cas, il ne s'agit pas simplement d'embryons adventifs, nés aux dépens du nucelle par exemple. On doit tenir compte aussi de la tendance que possèdent diverses espèces de *Pandanus*, par exemple *P. furcatus* (CARRIÈRE 1881), à la parthénocarpie.

Triuridacées. — POULSEN (1906) soupçonne chez *Sciaphila nana* BL., la formation de l'embryon sans fécondation, car on ne trouve ni tubes polliniques dans les ovules, ni grains de pollen en germination sur le stigmate, ni tissu conducteur dans le style. Il y a lieu de faire ici la même remarque que pour le genre *Pandanus*, en ce qui concerne la possibilité de la formation d'embryons adventifs.

Aracées. — CAMPBELL (1905) signale que la structure du sac embryonnaire des Aracées s'éloigne souvent de la structure typique du sac des Angiospermes. Les grains de pollen sains sont rares, les phases de la fécondation sont difficiles à voir, et cependant il se forme très souvent de bonnes semences. On peut donc supposer chez les Aracées la présence de la parthénogénèse ou de l'apogamie.

Liliacées. — WENT et BLAAUW (1905) observent chez *Dasyllirion acrotrichum* ZUCC., plante mexicaine qui donna, en 1904, dans le jardin botanique d'Utrecht, des fleurs exclusivement femelles, l'accroissement des ovaires dans 10 à 40 % des cas. Sur les trois ovules contenus dans l'ovaire, un seulement grossissait. Les auteurs recherchèrent l'apomixie et trouvèrent, chez trois ovules, dans la partie micropylenne du sac embryonnaire, des corps cellulaires en voie de désorganisation. Ces corps cellulaires furent considérés comme des embryons. L'albumen manquait dans ces trois cas. On trouva, au contraire, de l'albumen, dans le sac embryonnaire de dix autres ovules, à différents stades du développement, mais dans ces dix cas l'embryon manquait. Nous pouvons, cependant, avoir affaire ici à une formation adventive d'embryons. L'étude histologique peut seule, dans ce cas, nous renseigner.

Genre *Lilium*. — FOCKE (1881 p. 526) indique dans le genre *Lilium* plusieurs cas de pseudogamie, c'est-à-dire de descendance à caractères exclusivement maternels, attribuable sans doute à une parthénogénèse provoquée par la présence du pollen de plante étrangère, dans des expériences d'hybridation. Voici les détails donnés par FOCKE : « *Lilium superbum* LAM. a été pollinisé par FR. PARKMAN, avec le pollen de huit autres espèces, après castration des fleurs dans le bourgeon. Des fruits bien formés naquirent et donnèrent des semences plus ou moins nombreuses, tantôt capables tantôt incapables de germer. Les semences fournirent *Lilium superbum* LAM. pur. — *Lilium longiflorum* THBG. ne donne pres-

que jamais de fruits en Amérique, mais la variété *takesima* en donne. Par pollinisation de cette variété avec le pollen de *Lilium speciosum* THBG. et de *Lilium auratum* LINDL., Fr. PARKMAN obtint des fruits et des semences. Ces semences donnèrent la plante maternelle, mais avec des anthères réduites, brunes et non jaunes. — *Lilium speciosum* THBG. fécondé par le pollen de *L. auratum* LINDL., produisit quelques semences qui germèrent et fournirent cinquante plantes. Parmi ces dernières était un véritable hybride. Les autres pieds se distinguaient seulement de *L. speciosum* par une tige tachetée et une faible fécondité. »

Amaryllidées. — Genre *Hippeastrum*. — Suivant BONAVIA (1890), la parthénogénèse existerait dans différentes espèces d'*Hippeastrum*.

Genre *Hymenocallis*. — FOCKE (1881 p. 526) cite un cas de pseudogamie chez *Hymenocallis amæna* HRBT. var. *princeps*. WINKLER (1908 p. 39) juge que ce cas repose sur des données insuffisantes.

Genre *Zephyranthes*. — WORSLEY (1906) ne vit jamais dans ce genre l'influence du pollen d'*Hippeastrum* sur la descendance de *Zephyranthes*, malgré trente croisements au cours de sept générations (TISCHLER 1908 p. 109).

Broméliacées. — FOCKE (1881 p. 256) fait connaître chez *Bilbergia vittata* BRONGN., un cas typique de pseudogamie. Cette espèce, écrit-il, « qui, dans la serre, ne donne spontanément aucune semence, a été pollinisée avec succès par du pollen de *B. pallescens* C. KOCH. Des semences obtenues, il ne vint aucun hybride, mais simplement *B. vittata* ». Il y a lieu d'approfondir, comme le fait remarquer WINKLER (1908), au moyen des méthodes histologiques, le rôle de l'élément mâle qui provoque le développement de l'embryon, sans laisser dans la plante future la moindre trace des caractères paternels.

Orchidées. — On trouve, chez les Orchidées de « faux hybrides » dans le sens de MILLARDET (1894), c'est-à-dire des descendants qui ressemblent entièrement à un seul de leurs parents. Ici, comme dans les autres familles présentant des particularités de ce genre, on a admis l'existence de la parthénogénèse provoquée par la pollinisation, pour justifier la présence exclusive des caractères maternels.

HURST (1899 p. 55) émit, le premier, l'hypothèse que la transmission des caractères exclusivement maternels est « le résultat d'une sorte de parthénogénèse; le pollen n'ayant probablement pas le pouvoir de fertiliser les cellules-œufs comme d'ordinaire, mais exerçant une influence suffisante pour les exciter à croître ». Ce même auteur écrit, à propos des Orchidées : Il s'agit ici, presque exclusivement, des « différents croisements qui ont été tentés par des hybridistes experts, à différentes époques et dans différents pays, entre *Zygopetalum* et différents genres plus ou moins éloignés, avec le résultat que tous les produits se sont trouvés être *Zygopetalum* pur et simple. Ainsi, les semences mûries sur *Zygopetalum Mackayi*, fécondées par le pollen d'*Odontoglossum Pescatorei*, *O. crispum*, *O. grande*, *O. bicktonense*, *Oncidium tigrinum*, *Lycaste Skinneri*, *Lælia anceps*, *Calanthe vestita* et *Vanda cærulea*, ont fourni des pieds exactement semblables à l'ascendant maternel, c'est-à-dire à *Zygopetalum Mackayi*.

« Il est intéressant de noter que les individus issus de graines contenues dans la même capsule, variaient par les dimensions et la couleur des fleurs, comme *Zygopetalum Mackayi* dans son pays d'origine.

« En d'autres termes, les « faux hybrides » se comportent comme s'ils avaient été obtenus de semences autofertilisées. Mais, comme je l'ai montré en 1898, l'autofertilisation directe ou indirecte est impossible dans ces cas, car les pollinies de la plante pollinisée furent toutes écartées avec soin avant de faire les croisements. En outre, la structure particulière de ces Orchidées rend l'autofécondation impraticable, ainsi que DARWIN l'a montré. Ce n'est pas non plus un cas de dominance Mendélienne, car, à la seconde génération les caractères du parent de semences sont répétés purement et simplement. MAC WILLIAM est même allé plus loin, il a fécondé un des « faux hybrides » (*Z. Mackayi* fécondé par le pollen de *Lælia anceps*) avec du pollen de *Lælia anceps alba*, le récessif supposé. Le résultat fut toujours *Z. Mackayi* pur et simple.

« Il paraît donc clair que nous avons dans ces produits de semences de *Zygopetalum*, de « faux hybrides » comparables aux originaux obtenus par MILLARDET (1894) dans le genre *Fragaria*. On doit noter que tous les « faux hybrides » des Orchidées sont aussi maternels, dans tous leurs caractères, que la majorité des hybrides de MILLARDET, et aussi que les *Matthiola* de BATESON et SAUNDER. D'autres expériences cependant, montrent que de « faux

« *hybrides* » peuvent naître, qui sont paternels dans tous leurs caractères, comme dans quelques *Fragaria* de MILLARDET et *Enothera* de DE VRIES.

« Il est difficile de donner de tous ces types de « *faux hybrides* » une explication commune; mais j'ai suggéré en 1900 que le *stimulus* de fertilisation pouvait induire une sorte de parthénogénèse, sans union réelle des éléments sexuels, ce qui expliquerait la ressemblance exacte qui existe entre les faux hybrides et les parents de semences. »

Ces vues théoriques serviront de guide aux recherches cytologiques que réclame ce sujet. Voici les réflexions que cette question suggère à WINKLER (1908 p. 41) : « On peut penser d'abord que, comme dans le genre *Citrus*, la production d'embryons adventifs est déterminée par la pollinisation. La pollinisation peut aussi déterminer l'œuf au développement sans qu'il y ait de fusion sexuelle; il y aurait dans ce cas parthénogénèse, conformément à l'hypothèse de HURST. Enfin, il est possible que deux cellules sexuelles fusionnent d'une façon normale en apparence, produisant ainsi, chez le « *faux hybride* », des chromosomes d'origine mixte, sans que les chromosomes paternels puissent manifester leurs propriétés. Cette dernière hypothèse doit être prise en considération, car GODLEWSKI (1906), dans ses expériences de croisements entre Échinidés et Crinoïdes, obtint des larves à caractères purement maternels, malgré la fusion typique des deux cellules génératrices et de leurs noyaux. »

DICOTYLÉDONES

Urticacées. — Genre *Morus*. — Il existe, d'après BUYSMAN (1892), dans l'île de Walcheren, un très vieil exemplaire de *Morus nigra* L. qui produit tous les ans des fruits nombreux, bien que l'arbre ne porte aucune fleur mâle, et qu'il n'y ait aucun pied mâle dans l'île. La parthénogénèse et l'apogamie sont donc possibles, mais on doit supposer aussi l'existence de la parthénocarpie qui, cependant, n'a pas encore été observée, d'après WINKLER (1908), chez *Morus*.

Genre *Cannabis*. — Le Chanvre a servi, avec d'autres plantes, à la plupart des expériences démonstratives relatives à la parthénogénèse. Les expériences de contrôle de REGEL (1859) furent entièrement négatives, quant au Chanvre. Cependant, d'après KIRCHNER

(1905), « il est possible que la formation de semences observée jadis chez le Chanvre, sans fécondation démontrable, repose en partie sur la parthénogénèse ».

ZINGER (1898, p. 235) a observé directement la pollinisation chez le Chanvre, et suivi le chemin du tube pollinique depuis le stigmate jusqu'au sac embryonnaire. Il s'agirait donc peut-être ici, ou d'une parthénogénèse facultative, ou de l'existence de races devenues apomixiques, à côté de races ayant conservé la sexualité.

Genre *Humulus*. — KIRCHNER (1905) et ZINGER (1898) font, à propos de ce genre, les mêmes remarques que pour le Chanvre. KERNER (1896 p. 419) dit avoir observé tous les ans la production de fruits abondants sur des pieds femelles de Houblon isolés, et d'après lui, sûrement non pollinisés. WETTSTEIN (1907 p. 225) remarque aussi que dans ce genre « la parthénogénèse est possible ». Ici encore, apparaît la nécessité de l'étude cytologique des phénomènes, qui seule peut donner de la précision à nos connaissances.

Genre *Ficus*. — GASPARRINI (1846) a soutenu l'existence de la parthénogénèse chez le Figuier cultivé (*Ficus Carica* L.). Il avait remarqué, à plusieurs reprises, la production de graines de *Ficus Carica*, à embryons bien développés, sans l'intervention d'insectes. Pour empêcher leur pénétration dans le réceptacle, il obtura l'œil de la figue avec de la gomme, de l'argile, ou toute autre substance visqueuse, avant que l'insecte du Caprifiguiier ne fit ses premières sorties. (Le Caprifiguiier était considéré parfois comme la forme mâle, et le *Ficus Carica* comme la forme femelle d'une seule et même espèce). Malgré cette précaution, les figues tenues closes parvenaient à maturité et renfermaient un grand nombre de graines fécondes. GASPARRINI affirme qu'il n'a jamais trouvé, dans les réceptacles observés, ni fleur mâle ni pollen.

SOLMS (1882 p. 22) écrit : « On ne sait point exactement si le Figuier peut produire parfois des embryons parthénogénétiques ». Cependant SOLMS pense que les fleurs fécondées normalement peuvent seules produire des semences. L'avenir lui a donné raison. EISEN (1896) et, plus récemment, LONGO (1905) ont montré, en effet, que les fleurs femelles de *Ficus Carica* ne fournissent jamais de semences, si la pollinisation n'a pas lieu. De plus, EISEN, dans ses expériences d'hybridation, a vu qu'il ne s'agit pas non plus d'un cas de parthénogénèse déterminée par la pollinisation ou la piqûre du *Blastophaga*.

WINKLER (1908 p. 43) considère comme définitivement démontré que, dans les conditions normales de végétation, la parthénogénèse habituelle et la parthénogénèse facultative n'existent pas chez le Figuier cultivé.

KING (1887) a établi que les réceptacles de *Ficus hispida* L. renfermant uniquement des fleurs femelles, restent toujours complètement clos. Aucun insecte n'y pénètre, et sur le stigmate des fleurs on ne trouve jamais de grains de pollen. Cependant, le plus grand nombre des fleurs sont fertiles. Il est naturel de conclure à

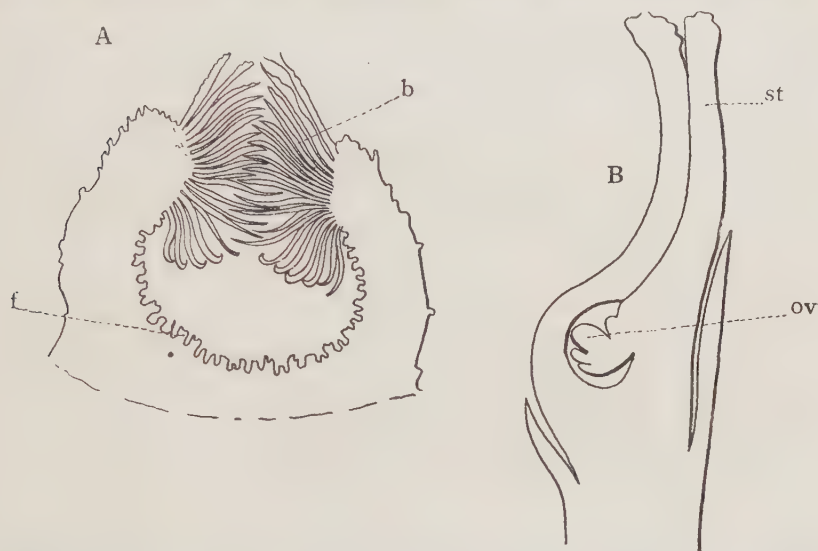


Fig. 34. — *Ficus hirta*. — A, coupe de l'inflorescence femelle; b, bractées qui protègent l'entrée de la jeune figue; f, jeunes fleurs femelles dont la description détaillée est fournie par la figure B; st, style; ov, jeune ovule, dont les téguments sont à peine esquissés (d'après TREUB).

l'existence de l'apomixie dans cette plante. Mais il faut déterminer s'il s'agit de propagation végétative, d'apogamie ou de parthénogénèse.

CUNNINGHAM (1888) a démontré que *Ficus Roxburghii* WALL. est apomixique. Mais les embryons naissent par bourgeonnement des cellules du nucelle et non par apogamie ou parthénogénèse. Les cellules du nucelle refoulent peu à peu l'appareil sexuel qui périt de bonne heure, et l'embryon se développe dans la partie supérieure du sac embryonnaire. Ce cas est semblable à celui de *Caelebogyne ilicifolia* (A. BRAUN 1860) et (STRASBURGER 1878); cependant chez *Ficus Roxburghii*, la piqûre de l'insecte (*Eupristis*) paraît nécessaire pour déterminer le développement de l'embryon.

Quant à *Ficus hirta* VAHL., les travaux de TREUB (1902) prouvent que cette espèce est parthénogénétique. Il est certain que l'embryon naît de l'œuf lui-même (fig. 34, 35, 36). TREUB s'appuie avant tout sur le fait que l'on ne voit pas de tubes polliniques pénétrer dans l'ovule à l'époque où ils devraient s'y trouver; en second lieu sur le nombre haploïde des chromosomes, visible dans la karyokinèse des noyaux d'albumen; enfin, sur le faible développement de l'appareil sexuel en général et notamment des synergides. Le développement des grains de pollen est absolument nor-

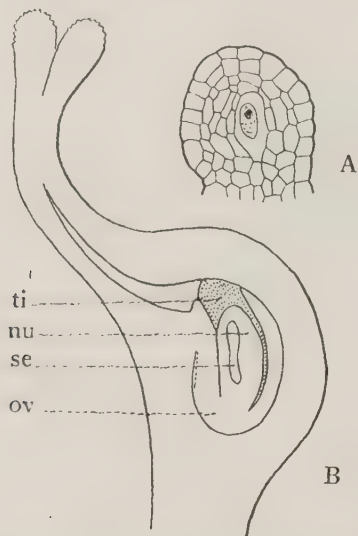


Fig. 35. — *Ficus hirta*. — A, ovule de *Ficus hirta*, au centre duquel on aperçoit la cellule mère du sac embryonnaire avec un gros noyau. B, coupe de l'ovaire mûr dont l'ovule *ov* présente un sac embryonnaire allongé, comprimé, dans le nucelle *nu*; le tégument interne *ti*, par sa prolifération a obturé le micropyle (d'après TREUB).

mal; leur germination sur les stigmates est facile à constater, et TREUB remarque que, dans le réceptacle femelle de *Ficus hirta*, les grains de pollen seraient assez nombreux pour féconder sinon toutes, au moins la majeure partie des fleurs.

WINKLER (1908 p. 43) fait remarquer que pour donner aux résultats obtenus par TREUB toute la précision désirable, il faudrait soumettre la plante à une expérience rigoureuse, et savoir si le développement de la macrospore est accompagné d'une réduction du nombre des chromosomes. Il faudrait aussi établir si, comme TREUB l'admet, la piqûre de *Blastophaga* est indispensable au développement de l'embryon. Il faudrait voir si la germination du pollen sur le stigmate est nécessaire. Les deux problèmes pour-

raient être résolus par l'isolement des réceptacles femelles, ou en laissant pénétrer seulement des Blastophages dépourvus de pollen. Il faudrait, d'autre part, polliniser artificiellement des réceptacles isolés, pour déterminer la part qui revient au pollen et celle qui revient à la piqûre de l'insecte.

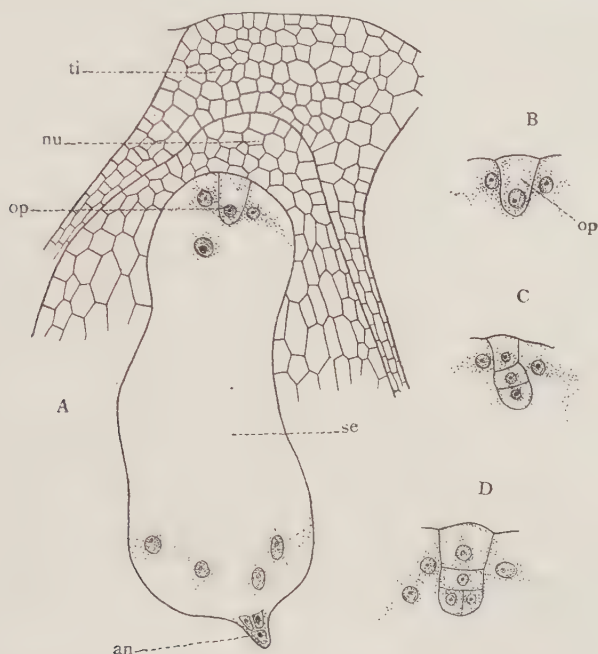


Fig. 36. — *Ficus hirta*. — Coupe longitudinale d'ovule, montrant l'obstruction du micropyle par le tégument interne. — A, l'oosphère n'est pas encore divisée, et les noyaux d'albumen se multiplient et viennent se disposer en couronne autour de l'oosphère qui se divise sans fécondation préalable (B, C, D) (d'après TREUB).

Genre *Elatostema*. — TREUB (1905), étudiant *Elatostema acuminatum* BRONGN., a constaté que, dans les conditions naturelles de végétation de la plante, les fleurs mâles sont extrêmement rares, et que cependant les nombreux pieds femelles fructifient régulièrement. L'étude cytologique a montré que, vraisemblablement, la formation de l'embryon a lieu sans fécondation ni pollinisation. Ces faits ont besoin d'être confirmés expérimentalement par des expériences d'isolement.

L'une des cellules-mères définitives du sac embryonnaire, la plus interne, germe et fournit un gamétophyte rarement normal. Il se produit le plus souvent quatre noyaux, et quand il s'en produit huit, on n'observe aucune différenciation en antipodes et appareil femelle typique. TREUB pense que l'embryon naît de l'un quel-

conque des noyaux, en s'appuyant sur la position toujours variable qu'il occupe. Les autres noyaux donnent un albumen qui remplit toute la cavité du sac.

On ne peut, dans aucun cas, conclure à l'existence de la parthénogénèse chez *Elatostema acuminatum*, car l'oosphère n'est jamais morphologiquement différenciée des autres noyaux du sac. C'est un cas d'apogamie. Il y a lieu de rapprocher cette disposition irrégulière des noyaux, du cas analogue signalé par GUIGNARD (1900 p. 365-387) chez quelques Tulipes.

TREUB ne donne aucune précision sur l'existence ou l'absence de la réduction chromatique, au cours de la formation des cellules-mères du sac embryonnaire. Il soupçonne simplement qu'il n'y a pas réduction chromatique.

Euphorbiacées. — Genre *Ricinus*. — En 1899, MEEHAN (1899 p. 97) fait connaître ses expériences sur l'aptitude de *Ricinus communis* à fournir des semences sans pollinisation. Au début, les résultats furent positifs; mais en 1898 de nouvelles expériences critiques montrèrent que *R. communis* présente seulement une tendance très nette à la parthénocarpie, sans phénomène de parthénogénèse ou d'apogamie. Malgré l'absence de pollinisation, il naît des fruits extérieurement normaux, mais vides. MEEHAN (p. 99) considère pour cette raison l'existence de la parthénogénèse comme douteuse, chez *Ricinus communis*.

Genre *Mercurialis*. — CAMERARIUS (*loc. cit.*) est le premier auteur qui affirma l'existence de la parthénogénèse chez *Mercurialis annua*. GERTNER (1844 p. 475) signala avec détails l'insuffisance des observations faites antérieurement. REGEL (1859 p. 7) réfuta la plupart des faits admis, en s'appuyant sur ses propres expériences. Plus tard, HEYER (1883) montra expérimentalement que la parthénogénèse n'existe pas chez *Mercurialis*.

Dans ces derniers temps, on a encore soutenu, malgré tout, que *Mercurialis annua* peut, sans pollinisation, fournir des semences capables de germer. KERNER cite des expériences de culture de cette plante, faites dans la haute vallée Tyrolienne de Gschnitz, où la Mercuriale ne vit pas à l'état sauvage. Tous les pieds mâles trouvés dans la culture furent détruits avant l'ouverture de leurs boutons floraux, et on examina de plus avec soin si, sur les pieds porteurs de fleurs femelles, il n'existait pas d'étamines. A l'époque de la pollinisation, il n'existait dans la région aucune plante pouvant fournir

du pollen. Cependant, les ovaires gonflèrent, les ovules donnèrent des semences avec un embryon, et de ces semences naquirent de nouveaux pieds vigoureux de *Mercuriale*.

KIRCHNER (1905) croit à la production parthénogénétique de semences. Enfin BITTER (1904 p. 102) considère *Mercurialis annua* comme parthénogénétique et *M. perennis* comme parthénocarpe. L'opinion de ce dernier auteur est basée sur des expériences de cultures prolongées pendant trois ans.

D'après BLARINGHEM (1909), KRÜGER (1908) aurait réussi à isoler une lignée parthénogénétique et femelle de *Mercurialis annua*. KRÜGER observa, dans des pots où se développaient d'autres plantes, quelques pieds femelles de *Mercuriale* portant de nombreux fruits à graines fertiles. Ces graines, formées en l'absence de plante mâle, furent projetées sur les mêmes pots et sur les pots voisins, où elles ne donnèrent en 1902 que des plantes femelles. Ces remarques déterminèrent KRÜGER à faire des cultures soignées; il récolta les graines de quelques pieds et les sema en serre sur de la terre stérilisée. Cette lignée a donné jusqu'ici des plantes presque toutes femelles. Les individus mâles, très rares, ont été enlevés avant l'épanouissement des fleurs, et le seul individu hermaphrodite observé n'a fourni aucune graine.

Il est difficile de se faire une opinion sur ce sujet dans l'état actuel des choses. On peut penser avec WINKLER (1908), que la différence considérable qui existe entre les résultats obtenus s'explique par l'existence de races parthénogénétiques et de races ayant besoin de fécondation. Toutefois, les expériences mentionnées plus haut indiqueraient seulement l'existence de l'apomixie. Il resterait à savoir s'il s'agit de parthénogénèse, d'apogamie ou de formation adventive d'embryon.

Genre *Euphorbia*. — HEGELMAIER (1901, 1903) a constaté chez *Euphorbia dulcis* JACQU., l'existence de la parthénogénèse habituelle. Le développement de l'embryon peut, en tout cas, avoir lieu sans fécondation préalable, mais il n'est pas certain que la pollinisation, et par suite la fécondation, ne puissent exister à l'occasion. Cependant, le pollen de cette plante avorte fréquemment, et SCHMIDT (1907 p. 37) a même trouvé chez plusieurs exemplaires cultivés que le plus souvent les fleurs mâles sont bien ébauchées, mais ne se développent pas.

L'examen cytologique est nécessaire, ici encore, pour déterminer la variété d'apomixie qui existe dans la plante.

Datiscacées. — Genre *Datisca*. — MORI (1880) isola, dans le jardin botanique de Pise, des pieds de *Datisca cannabina* qui donnèrent des fruits porteurs de semences toujours vides. Il s'agit donc seulement ici de parthénocarpie, et *Datisca cannabina* doit être définitivement rayée de la liste des plantes soupçonnées de parthénogénèse. Les indications données par ODELL (1904) relativement à la parthénogénèse chez cette même plante, doivent sans aucun doute être expliquées par la parthénocarpie (WINKLER 1908).

Polygonacées. — Genre *Rumex*. — ROTH (1907), en étudiant la reproduction dans le genre *Rumex*, signale l'apomixie chez quelques espèces : *R. acetosa* L., *R. hispanicus* KOCH, *R. arifolius* ALL., *R. nivalis* HEGETS. et *R. acetosella* L.

L'embryon naîtrait de l'œuf. Il s'agirait donc de parthénogénèse. Mais WINKLER (1908 p. 45) estime que les expériences d'isolement de l'auteur ne peuvent pas être regardées comme à l'abri des objections, et qu'au point de vue cytologique, ses résultats ne sont pas clairs et doivent être considérés comme douteux.

Chénopodiacées. — Genre *Obione*. — WYDLER (1878 p. 325) écrit à propos d'*Obione sibirica* FISCH : « L'existence relativement rare de fleurs mâles, à côté de fleurs femelles très nombreuses, est tout à fait remarquable, car les fleurs femelles possèdent toutes un embryon bien formé. J'ai observé des faits analogues chez *Amblogyne persicarioides* (Amarantacées) ». Toutefois, il n'y a là qu'une hypothèse. D'autre part, KERNER (1896 p. 423) a trouvé sur un pied femelle d'*Obione halimifolia*, du jardin botanique de Vienne, une parthénocarpie très avancée; les fruits abondants et extérieurement normaux étaient tous stériles.

Ménispermacées. — Genre *Disciphania*. — *Disciphania Ernstii* EICHL. a donné lieu à une communication de ERNST (1886), qui affirme l'existence de l'apomixie dans cette espèce. L'auteur soupçonne la parthénogénèse, et non la production d'embryons adventifs, parce que ce dernier mode d'embryogénèse est ordinairement lié à la polyembryonnie; or, il n'y a qu'un seul embryon dans la graine de *Disciphania Ernstii*. Les fleurs qui sont fertiles malgré le défaut de pollinisation, occupent toujours dans l'inflorescence, l'extrémité dilatée et gorgée de substances nutritives. ERNST pense que cette accumulation des réserves est la cause déterminante de la parthénogénèse. Cette plante est rare, même dans son pays d'ori-

gine (Venezuela), et ne se trouve pas souvent dans les jardins botaniques, ce qui rend son étude difficile.

Nymphéacées. — Genre *Nymphaea*. — FOCKE (1881 p. 525) écrit que *Nymphaea capensis* THUG. « ne peut pas être fécondée par le pollen de *N. caerulea* SAVGN. CASPARY obtint, après de nombreux essais infructueux, une semence capable de germer. Mais, de cette semence, naquit un pied stérile de *N. capensis*, à étamines peu nombreuses, filamenteuses, sans pollen et à ovaire rabougri (*Actes de la Société des Sciences naturelles de Halle*, XI) ».

Violacées. — GREENE (1898) soutient l'existence de la parthénogénèse « dans quelques-unes des fleurs de violettes dites cléistogames ». La question a d'autant plus besoin d'être soumise à un examen attentif, qu'il existe de nombreuses observations anciennes et récentes sur la fécondation chez les violettes cléistogames (GEBEL 1904 p. 694).

En 1907, RITZEROW (1907 p. 173) a établi pour plusieurs espèces de *Viola* cléistogames, qu'elles ont besoin de pollinisation, et ne sont capables ni de parthénogénèse, ni d'embryogénèse nucellaire. Mais cet auteur n'indique pas les noms des espèces examinées, et ses données sont en général très sommaires.

Anacardiacées. — Genre *Pistacia*. — WINKLER (1908 p. 51) considère les données de TENORE et BOCCONI relatives à la parthénogénèse chez *Pistacia narbonensis*, comme sans valeur. REGEL (1859 p. 11) dit à ce propos : « TENORE remarque, dans le catalogue de semences du jardin botanique de Naples pour l'année 1853, que la plante femelle de *Pistacia narbonensis* porte annuellement des semences dans ce jardin, sans l'intervention du pollen, et que ces semences sont cependant capables de germer. Dans quelques régions de l'Italie, BOCCONI observe le même phénomène sur d'autres espèces du genre *Pistacia*. Comme il n'est pas donné d'indications plus exactes, cette observation n'a aucune valeur. »

WINKLER (1908 p. 51) s'est convaincu par des expériences de castration, que *Pistacia lentiscus* L. a absolument besoin d'être pollinisée.

Malpighiacées. — On trouve dans cette famille, des plantes de l'Amérique centrale à fleurs cléistogames, parmi lesquelles RITZEROW (1907 p. 180) a examiné *Aspicarpa longipes* A. GR., *A. hirtella*

RICH. et *A. lanata*. L'auteur a eu à sa disposition des plantes d'herbier. Il soupçonne l'existence de la parthénogénèse dans ces plantes, en s'appuyant sur les observations suivantes : « Nulle part on n'a observé de grains de pollen normalement formés, on n'a vu aucune trace de tube pollinique. Le fruit est bien développé, et l'on trouve des embryons normalement formés. Sur les coupes au microtome, on voit que les embryons sont éloignés du micropyle.

On remarque une excroissance, naissant, à un stade déterminé, aux dépens du nucelle, du côté du micropyle. Il résulte de toutes ces observations que ces fleurs ne sont pas fécondées, mais se développent vraisemblablement d'une manière parthénogénétique. On doit étudier sur des échantillons vivants, comment s'accomplit le développement de l'embryon, quel sens a l'excroissance qui naît sur le micropyle, et quel rôle peuvent avoir les galles formées ». L'insertion de l'embryon en un point éloigné du micropyle, permet plutôt de soupçonner la formation adventive d'embryon ou l'apogamie.

Ampélidées. — Cette famille doit être citée ici, car MILLARDET (1894 p. 362; 1901 p. 678) a constaté l'existence de la fausse hybridation dans le genre *Vitis*.

Il existe dans ce genre un très grand nombre d'hybrides de races et d'espèces. Les « faux hybrides » apparaissent seulement quand on a croisé des représentants des deux sections du genre *Vitis* : section *Euvitis* et section *Muscadinia*. MILLARDET a utilisé *Vitis vinifera* dans ses expériences, comme représentant de la section *Euvitis*, et *Vitis rotundifolia* comme représentant de la section *Muscadinia*.

Quand on féconde certaines variétés de *Vitis vinifera* avec le pollen de *Vitis rotundifolia*, on obtient une descendance qui, dans toutes les particularités, ressemble à la plante-mère (*Vitis vinifera*), à l'exception du pollen qui est moins bien formé. Lorsqu'un de ces descendants est fertilisé avec du pollen de *Vitis rotundifolia*, on obtient une nouvelle descendance qui ne possède aucun caractère de *Vitis rotundifolia*. Il en est exactement de même pour le croisement de *Vitis rupestris*, pollinisée par *Vitis rotundifolia*.

GARD (1903) a montré plus tard que la ressemblance complète existant entre les caractères maternels et les caractères des descendants, s'étend non seulement aux caractères morphologiques, mais aussi aux caractères anatomiques.

Mais, chose remarquable, la fertilisation de *Vitis rotundifolia* par

le pollen d'une espèce appartenant à la section *Euvtis*, fournit habituellement des hybrides normaux qui possèdent les caractères des deux parents. Au contraire, la fertilisation de diverses variétés de *Vitis vinifera* par le pollen d'*Ampelopsis hederacea* donne encore de faux hybrides qui, ainsi que MILLARDET l'a démontré par des expériences faites avec beaucoup de précautions, ne possèdent pas un seul des caractères de l'*Ampelopsis*.

Légumineuses. Papilionacées. — Genre *Pisum*. — CHR. SCHRÖDER (1901) a supposé l'existence de la parthénogénèse chez le Pois (*Pisum sativum*). Mais ses expériences répétées par KIRCHNER (1904 b), ont conduit à un résultat négatif. L'erreur de SCHRÖDER serait due à l'existence de la parthénocarpie qui, d'après KIRCHNER, n'est pas rare chez les *Papilionacées*.

Rosacées. — Genre *Rosa*. — DINGLER (1906 p. 39) admet l'existence de la parthénogénèse facultative chez *Rosa rubiginosa*. Mais en 1907 (1907 p. 31), à la suite de nouvelles expériences, il doute de l'existence réelle de la parthénogénèse. En tout cas, d'après DINGLER, il ne peut pas être question d'une parthénogénèse habituelle, mais seulement de la parthénogénèse facultative; car il existe sûrement des hybrides entre *R. rubiginosa* et d'autres espèces, et de plus, STRASBURGER (1904 p. 149) a établi que cette espèce est normalement sexuelle.

Genre *Fragaria*. — Il existe dans ce genre de faux hybrides, dans le sens de MILLARDET. Il est possible que la parthénogénèse soit déterminée par la pollinisation, et que la descendance possède des caractères non exclusivement maternels, mais exclusivement paternels (MILLARDET 1894 p. 355). GIARD (1903) admet dans ce cas une sorte de parthénogénèse mâle. SOHNS (1907 p. 53) a montré que *Fragaria virginiana*, purement femelle, pollinisée avec le pollen de *Fragaria elatior*, donne des fruits abondants. Parmi les produits de ces croisements, 37 ont fleuri et « ressemblaient dans l'ensemble et les détails si complètement au père (*F. elatior*), que l'on pouvait à peine y découvrir une différence ». Mais cette forme était complètement stérile, tandis que *F. elatior* pur fructifiait abondamment. Au contraire, la fécondation de *F. virginiana* par *F. collina* donna une forme nettement intermédiaire entre les deux parents.

HÉRON-ROYER (1883; voir GIARD) signale un phénomène analogue dans le règne animal : *Pelobates fuscus* fécondée par *Rana*

fusca, a donné des descendants présentant seulement les caractères de *Rana fusca*. De même, une femelle de *Bufo vulgaris* fécondée par *Bufo calamita*, a donné des descendants présentant seulement les caractères de *Bufo calamita*.

WINKLER (1908 p. 47) fait remarquer que l'existence d'une parthénogénèse du microgamète doit être établie cytologiquement, et qu'en attendant, il est plus simple d'admettre une fécondation normale avec prédominance de tous les caractères mâles. Cette dernière interprétation conduit à voir dans ces générations ressemblant entièrement au père, des phénomènes étrangers à la parthénogénèse. Du reste, selon MILLARDET, le phénomène inverse a lieu fréquemment chez *Fragaria*, c'est-à-dire le cas où la première génération ressemble complètement à la mère.

Genre *Rubus*. — MILLARDET (1894 p. 362), LIDFORSS (1905, 1907) ont constaté la fausse hybridation dans ce genre. Des fleurs châtrées de *Rubus cæsius* L., *R. villicaulis* KÖHL., *R. glandulosus* BELL., et d'autres espèces, ne portent jamais de semences quand elles sont bien protégées contre la pollinisation. Mais si on les pollinise avec le pollen d'autres espèces de *Rubus*, on obtient, à côté d'hybrides typiques, des pieds qui ressemblent complètement à la mère et demeurent toujours constants par autopolinisation.

Si l'examen cytologique démontre l'existence de l'apomixie, on pourrait admettre qu'elle est provoquée par la pollinisation; et il resterait encore à établir l'origine réelle de l'embryon apomixique, qui peut être parthénogénétique, apogame ou encore adventif.

On peut cependant, d'après WINKLER (1908), éliminer l'hypothèse de la formation adventive d'embryon, car celle-ci est presque toujours liée à la polyembryonnie, dont rien n'indique la présence régulière chez *Rubus*. STRASBURGER (1904 p. 145) cherchant à établir l'existence de l'apomixie dans le genre *Rubus* très polymorphe, a constaté chez *Rubus fruticosus* L., *R. biflorus* BUCH. et *R. leucodermis* DOUGL., la formation sexuelle d'embryon. FISCHER (1880 p. 110) constate la formation normale et sexuelle d'embryon chez *R. cæsius*. PÉCHOUTRE (1902 p. 128) répète la même observation sur *Rubus fruticosus*.

Œnothéracées. — Genre *Œnothera*. — GATES (1907 p. 7 et 13) émet l'hypothèse que l'oosphère d'*Œnothera lata*, peut parfois se développer parthénogénétiquement.

Œnothera lata fertilisée au moyen du pollen d'*Œn. Lamareckiana*,

fournit à la première génération de 15 à 25 % d'*Æ. lata*, et 75 à 85 % d'*Æ. Lamarckiana*. Les deux parents possèdent chacun dans leurs noyaux somatiques 14 chromosomes. Pour *Æ. lata hybrida*, la ressemblance s'étend aussi au nombre des chromosomes, tandis que, chose surprenante, *Æ. Lamarckiana hybrida* possède 20 ou 21 chromosomes.

Pour expliquer l'anomalie existant dans le nombre des chromosomes chez *Æ. Lamarckiana hybrida*, GATES suppose l'existence du nombre non réduit de chromosomes, soit 14, dans toutes les oosphères d'*Æ. lata*. Une partie de ces oosphères diploïdes se développeraient parthénogénétiquement en donnant *Æ. lata hybrida*, pourvue de 14 chromosomes dans tous les noyaux. D'autres oosphères fécondées par le pollen d'*Æ. Lamarckiana* donneraient naissance à *Æ. Lamarckiana hybrida* pourvue de 20 ou 21 chromosomes dans tous les noyaux.

Enothera lata ne développant aucune semence sans pollinisation (DE VRIES 1901 p. 168), on doit supposer que la parthénogénèse est provoquée par la présence du pollen d'*Æ. Lamarckiana*. Mais d'après WINKLER (1908 p. 54) l'hypothèse de GATES n'explique pas pourquoi, d'une manière régulière, 15 à 25 % des oosphères se développent parthénogénétiquement. Ces faits réclament de nouvelles études.

Genre *Fuchsia*. — Il existe peut-être de *faux hybrides* dans le genre *Fuchsia*. MEEHAN (1899) cite le cas d'un pied de *F. arborescens* qui, fertilisé avec le pollen d'une variété cultivée de *Fuchsia*, fournit des descendants présentant seulement les caractères de la plante-mère *F. arborescens*.

Haloragacées. — Genre *Gunnera*. — SCHNEGG (1902 p. 203) soupçonne la parthénogénèse chez *Gunnera chilensis* LAM., *G. arenaria*, *G. dentata*, *G. densiflora* Hook., *G. microcarpa*, en s'appuyant sur les faits suivants : « Les trois ou quatre rangées de cellules placées sous l'épiderme, montrent déjà, à des stades très jeunes de l'ovule, une différenciation remarquable par rapport aux cellules du reste des parois de l'ovaire. De très bonne heure elles changent de forme, leurs parois se gonflent fortement et s'épaississent peu à peu. Il en résulte que l'ovule entier, à l'époque de la formation de l'oosphère, est entouré par une masse solide de cellules fortement sclérifiées. Cette circonstance me paraît expliquer la formation d'embryon sans fécondation préalable..... Le tube pollinique ne serait

pas capable de pénétrer à travers ce manteau, complètement formé de cellules sclérenchymateuses; on devrait donc admettre qu'ici, comme dans d'autres cas, le tube pollinique pénètre à une époque où l'ovule et son appareil sexuel sont encore incomplets. Mais cette hypothèse est en contradiction avec le fait que, d'une part, les stigmates à cette époque sont peu développés, ou tout au moins incapables d'imprégnation, et, d'autre part, qu'on ne voit pas de tubes polliniques sur le stigmate bien formé, ni surtout à l'intérieur de l'ovaire, où l'on n'en a pas rencontré. »

Papayacées. — Genre *Carica*. — USTERI (1907 p. 491) soupçonne que les semences de *Carica Papaya* L. se forment par voie parthénogénétique. Les expériences faites par l'auteur furent déterminées par la production de graines, observée fréquemment sur des plantes femelles très éloignées des pieds mâles, et aussi par l'absence complète de tube pollinique dans les ovules aux divers stades du développement.

Il existe, chez cette plante, une parthénocarpie très prononcée; ce qui rend nécessaire l'étude cytologique très approfondie des phénomènes qui précèdent et accompagnent l'embryogénèse.

Cornacées. — Genre *Aucuba*. — EICHLER (1878 p. 415) a observé, dans le jardin botanique de MUNICH, que *Aucuba japonica* porte toujours des embryons bien développés, malgré l'absence de plantes mâles. Il soupçonne l'existence de la parthénogénèse chez cette plante.

Récemment, LOMBARD-DUMAS (1904) a observé que les pieds mâles d'*Aucuba japonica* portent souvent des fleurs femelles. Si on observait l'inverse, c'est-à-dire la présence accidentelle de fleurs mâles sur des pieds femelles, nous aurions peut-être l'explication de l'observation d'EICHLER.

Pyrolacées. — Genre *Monotropa*. — Nous savons que *Monotropa hypopitys* et *M. uniflora* ont besoin d'être fécondées, et que leur fécondation s'accomplit régulièrement sous une forme typique. Ce genre doit cependant être cité ici, en raison des expériences qui ont été faites sur *M. uniflora*, au point de vue de la parthénogénèse expérimentale, par SHIBATA (1902). Les résultats de ces expériences furent négatifs en général, mais l'auteur aurait observé dans quelques cas la bipartition de l'oosphère sans fécondation préalable. Mais le développement de l'oosphère s'est arrêté, et l'on n'a pas

observé un développement plus avancé de l'embryon. Au contraire, l'auteur est parvenu avec une facilité relative à provoquer le développement parthénogénétique de l'albumen, par élévation de la température. L'auteur a atteint ici, par la voie expérimentale, un résultat qui se produit spontanément dans certaines circonstances chez d'autres plantes.

Ce développement de l'albumen ne peut pas, selon WINKLER (1908 p. 56), être considéré comme phénomène parthénogénétique; il a seulement avec la parthénogénèse ceci de commun, qu'il se déroule indépendamment de la fécondation et de la fusion nucléaire nécessaires ailleurs.

Myrsinacées. — Genre *Ardisia*. — BRAUN (1857) indique l'existence de la polyembryonie chez différentes espèces du genre *Ardisia*. JENSCH (1905), après un examen cytologique d'*Ardisia crispa* A.D.C., considère comme possible le développement parthénogénétique de l'oosphère.

Une oosphère non fécondée, divisée en deux cellules, a été observée dans un cas. La pollinisation n'ayant pas eu lieu vraisemblablement, et le style ou le micropyle ne présentant aucun reste de tube pollinique, il s'agirait ici d'un cas de parthénogénèse encore insuffisamment établi.

Asclépiadées. — Genre *Vincetoxicum*. — La polyembryonie est très fréquente chez *Vincetoxicum officinale*. Toutefois, la pollinisation est indispensable au développement des embryons. CHAUVEAUD (1892) pense que la polyembryonie chez cette plante est due à une fécondation des synergides et parfois des antipodes, par les noyaux générateurs du tube pollinique, au nombre de 2 à 5 dans chaque tube. Mais il est possible aussi que la pollinisation provoque le développement apogamique des synergides ou des antipodes.

Cucurbitacées. — Depuis longtemps, on soutient que la parthénogénèse ou l'apomixie existent dans quelques genres de Cucurbitacées. Mais on n'a jamais apporté de preuves à l'abri des objections.

Genre *Bryonia*. — FOCKE (1890), ayant observé la production de fruits porteurs de semences chez un pied femelle isolé de *Bryonia dioica* L., avait conclu à l'existence de la parthénogénèse chez cette

plante. L'auteur fit cependant quelques réserves. Mais il paraît ne pas avoir suffisamment protégé la plante contre la pollinisation.

Dans ces derniers temps, ces expériences ont été reprises par BITTER (1904) et le résultat fut positif. L'auteur (p. 101) éleva une plante femelle dans une serre isolée, et observa que pendant l'époque principale de la végétation, toutes les fleurs se flétrissaient sans donner de fruits. Mais, vers la fin de la période de végétation, des baies isolées et bien formées se montrèrent, arrivèrent à maturité en produisant des semences, dont une petite partie seulement était capable de germer. Les semences fertiles donnèrent l'année suivante de nouvelles plantes, qui toutes étaient des pieds mâles, du moins jusqu'à la fin de juillet.

L'examen cytologique marque, de sorte que, même si le fait annoncé par BITTER est reconnu exact, il restera à chercher le mode d'apomixie qui est réalisé.

WINKLER (1908 p. 57), dans quelques expériences de castration faites sur *Bryonia dioica* en 1905 et 1907, a obtenu, non l'apomixie, mais un commencement de parthénocarpie, phénomène observé aussi par BITTER dans quelques cas.

Genre *Cucumis*. — La production de semences fertiles chez *Cucumis*, admise par plusieurs auteurs, est niée par NOLL (1902) qui a fait sur ce genre de nombreuses expériences, dans lesquelles il observe la production de fruits d'apparence normale, mais absolument privés de semences. Il s'agit donc ici de parthénocarpie et non de parthénogénèse.

KIRCHNER (1904 b p. 90) rapporte, que sur neuf plantes femelles isolées et protégées contre la pollinisation, une plante a fourni un petit fruit contenant 17 semences vides et 78 semences normales capables de germer.

Les plantes observées par NOLL et KIRCHNER n'appartenant pas à la même variété, les observations de ces deux auteurs peuvent être exactes, bien que différentes. Mais, en attendant leur confirmation, on doit considérer ces données comme incertaines.

CHAPITRE V

La Mérogonie et la Parthénocarpie Leurs relations avec la Parthénogénèse

LA MÉROGONIE

DELAGE (1899) a donné le nom de mérogonie, à la fécondation réalisée par un spermatozoïde sur un gamète femelle privé artificiellement de noyau, et qui recouvre ainsi un nouveau noyau haploïde.

La mérogonie fut d'abord constatée par O. et R. HERTWIG (1887) et BOVERI (1889), pour des œufs d'Échinodermes. Des recherches ultérieures, celles de DELAGE (1899) surtout, ont montré qu'elle est possible aussi chez certains Annélides et chez certains Mollusques.

Le cas unique connu jusqu'ici chez les végétaux, a été signalé en 1911 par WINKLER (1901 p. 753) chez une Fucacée, *Cystosira barbata*. L'oosphère de cette plante, au moment de son expulsion hors de l'oogone, a été divisée en une partie nucléée et une autre partie sans noyau. Immédiatement après cette manipulation, les deux portions furent additionnées d'eau contenant des anthérozoïdes. WINKLER a ainsi obtenu des portions nucléée et sans noyau de l'oosphère, des embryons aussi aptes au développement que des embryons nés d'oosphères normalement fécondées. Cependant, les embryons nés de la partie nucléée des oosphères, croissaient plus rapidement que ceux issus de la partie sans noyau.

Les fragments d'oosphère sans noyau, fécondés par les anthérozoïdes, reçoivent ainsi un noyau haploïde. Il en résulte que si un doublement régénératoire n'a pas lieu, les noyaux de l'embryon (sporophyte) sont aussi haploïdes. Dans ce cas, il y aurait une cer-

taine analogie avec la parthénogénèse générative, avec cette différence que le noyau ne dérive pas de la cellule sexuelle femelle, mais bien de la cellule sexuelle mâle. WINKLER n'a pas observé l'existence de la parthénogénèse spontanée chez *Cystosira barbata*, et on n'est pas encore parvenu à la provoquer expérimentalement.

ROSTAFINSKI (1877), d'après GIARD (1901), a démontré qu'on peut priver un œuf d'une partie de sa masse, sans lui enlever la possibilité d'être fécondé. Mais les remarques de l'auteur sont restrictives, car il dit que seuls sont fécondés les fragments contenant les parties constitutives des trois éléments de l'oosphère. Il semble donc, d'après ces indications, que l'auteur n'admet pas la possibilité de la fécondation pour les parties dépourvues de noyau, et, de ce fait, l'honneur de la découverte de la mérogonie dans le règne végétal revient à WINKLER.

LA PARTHÉNOCARPIE

NOLL (1902 p. 11) a créé le terme « parthénocarpie », pour désigner la production de fruits normalement formés mais dépourvus de semences, ou ne possédant que des semences stériles. L'étude de ce phénomène présente une grande importance, car il constitue une sérieuse cause d'erreur, lorsqu'il s'agit d'établir la présence ou l'absence de la parthénogénèse ou de l'apogamie. On trouve dans GÄRTNER (1788 p. LXII) des indications sur l'aptitude à la parthénocarpie, présentée par certaines plantes appartenant aux familles les plus différentes.

NOLL n'admet l'existence de la véritable parthénocarpie, que si la formation du fruit s'est effectuée non seulement sans fécondation, mais encore sans pollinisation. WINKLER (1908 p. 102) pense qu'on devrait comprendre, en général, sous le nom de parthénocarpie, la production de fruits dépourvus de semences, ou ne possédant que des semences stériles. On devrait, suivant ce même auteur, voir dans ce phénomène deux modalités :

1^o La parthénocarpie stimulative, déterminée par le contact avec le stigmate d'un pollen quelconque, par une piqure d'insecte ou par toute autre cause d'irritation;

2^o La parthénocarpie végétative, dans laquelle le fruit stérile est formé en dehors de la pollinisation ou d'une excitation quelconque.

La parthénocarpie végétative est relativement plus rare que la

parthénocarpie stimulative. NOLL signale l'existence de la parthénocarpie végétative chez le Concombre, chez les Figes et Nêfles sans noyaux. SOLACOLU (1905) et EWERT (1906 et 1907) ont également observé la production de fruits sans noyaux, sur des arbres fruitiers non pollinisés.

Les relations entre la parthénocarpie végétative et la parthénogénèse sont très étroites. NOLL (p. 12) distingue : 1^o la parthénocarpie embryogène, où le développement du fruit est accompagné du développement parthénogénétique d'embryons et de semences; 2^o la parthénocarpie autonome végétative, sans production d'embryons.

On peut conclure à l'existence de la parthénocarpie embryogène chez une plante parthénogénétique, lorsqu'il ne se produit que des fruits pourvus de semences. Si, au contraire, des fruits dépourvus de semences apparaissent chez une plante parthénogénétique, on peut conclure à l'existence de la parthénocarpie autonome.

Dans le cas de la parthénocarpie embryogène, le développement de l'embryon semble nécessaire pour provoquer le développement du fruit.

Si la parthénocarpie et la parthénogénèse ont entre elles d'étroites relations, l'existence de la parthénocarpie végétative autonome nous montre cependant que ces deux phénomènes peuvent se produire l'un sans l'autre.

Le développement normal de semences en dehors de la formation du fruit n'a pas encore été signalé, du moins à notre connaissance.

EWERT (1907 p. 8) a fait remarquer que la parthénocarpie n'apparaît, dans certains cas, que lorsque toutes les fleurs de l'individu ont été privées de pollinisation. Dans le cas contraire, les fleurs pollinisées et fécondées, très favorisées au point de vue du développement, s'opposent à la naissance de fruits parthénocarpes. Elles entraînent la mort des fleurs non fécondées et capables, dans d'autres conditions, d'un développement parthénocarpe.

CHAPITRE VI

L'essence de l'Apogamie et de la Parthénogénèse

La plupart des savants voient, dans l'apogamie, la naissance apomixique d'un sporophyte aux dépens de cellules végétatives de gamétophyte.

Quant à la parthénogénèse, elle consiste pour tous dans le développement en sporophyte d'une oosphère non fécondée. Mais le désaccord règne, quand il s'agit de préciser les caractères fixant à l'oosphère son rôle de cellule germinative.

D'après JUEL (1900 p. 40, 45; 1904 p. 2), MURBECK (1901 p. 36) et STRASBURGER (1904 p. 58), une cellule occupant la place normale de l'oosphère, et pourvue du nombre diploïde de chromosomes au lieu du nombre haploïde normal, n'est pas une véritable oosphère. WINKLER (1908), au contraire, prévoit, pour l'oosphère à développement parthénogénétique, l'existence du nombre haploïde ou du nombre diploïde de chromosomes.

Ces divergences d'opinion amènent WINKLER (1908) à poser les questions suivantes, et à y répondre : Doit-on, ou non, considérer comme cellule sexuelle germinative une cellule de forme normale mais à noyau diploïde? De même, l'anthérozoïde d'*Athyrium Filix-femina clarissima*, de forme normale, doué de sensibilité chimiotactique et d'une grande mobilité, mais dont le noyau est diploïde, est-il ou non un véritable anthérozoïde?

Examinons d'abord, si une cellule à noyau diploïde dont les caractères extérieurs sont ceux des cellules sexuelles, peut être considérée comme une cellule sexuelle.

Souvent, la forme typique des cellules sexuelles les différencie assez nettement des cellules somatiques. Mais les cellules soma-

tiques présentent entre elles des différences si profondes, qu'on ne peut pas utiliser les différences de forme comme caractères différentiels.

WINKLER (1908 p. 107) considère les cellules sexuelles diploïdes et les cellules somatiques comme essentiellement différentes les unes des autres, malgré leur nombre égal de chromosomes; et ceci pour deux raisons. La première raison consiste en ce que les descendants parthénogénétiques des plantes dioïques peuvent être du sexe masculin. Nous savons, en effet, que les descendants nés de cellules végétatives possèdent toujours les caractères de l'individu-mère, et, avant tout, le sexe. Ainsi, chez *Caelebogyne ilicifolia* dioïque, les embryons adventifs qui naissent sûrement de cellules somatiques du sporophyte fournissent exclusivement des descendants femelles. Si donc l'oosphère diploïde était en réalité équivalente à une cellule somatique, elle ne pourrait donner naissance, chez les plantes dioïques à parthénogénèse somatique, qu'à des descendants femelles. Or, parmi les plantes dioïques et parthénogénétiques, nous connaissons *Antennaria alpina* et *Thalictrum Fendleri* qui donnent des individus mâles. Enfin, d'après BITTER (1904), chez *Bryonia dioica*, tous les pieds d'origine parthénogénétique sont mâles. Chez les animaux aptes à la parthénogénèse, il arrive que les œufs non fécondés donnent naissance, selon les espèces, seulement à des femelles (Thélytokie) ou seulement à des mâles (Arrhénotokie), ou à une génération mixte (Amphotérotokie) (1).

Si l'oosphère diploïde était équivalente à une cellule somatique, elle ne pourrait donner naissance qu'à un individu femelle, car le descendant devrait dans ce cas avoir le même sexe que la plante-mère. Telle est la première raison qui nous montre la différence existant entre l'oosphère diploïde et les cellules somatiques.

La deuxième raison donnée par WINKLER (1908 p. 109) réside dans le fait que la formation d'embryons aux dépens du nucelle (sporophyte), est presque toujours liée à la polyembryonie, tandis que la polyembryonie n'accompagne presque jamais la parthénogénèse, même dans sa modalité somatique.

WINKLER (p. 110) fait observer de plus que, si les cellules du nucelle et l'oosphère étaient physiologiquement semblables, on pourrait, en raison de leur voisinage, s'attendre à les voir réagir simultanément de la même façon, comme on l'observe du reste

(1) Voir les données de TASCHENBERG (1892), PHILLIPS (1903) et HEWAT (1906).

dans l'embryogénèse nucellaire, pour un grand nombre de cellules voisines du nucelle. En fait, l'oosphère et les cellules du nucelle, bien que situées dans un voisinage immédiat, se développent isolément et indépendamment les unes des autres. Dans les genres *Citrus* et *Funkia*, malgré la fécondation de l'oosphère haploïde, les cellules du nucelle se développent seules.

Quant au nombre relatif de chromosomes, il ne paraît pas possible à WINKLER de suivre STRASBURGER, lorsqu'il considère une oosphère diploïde comme une cellule végétative. On constate, en effet, que les cellules innombrables du sporophyte, dont le noyau est régulièrement diploïde, diffèrent de mille manières au point de vue morphologique et au point de vue physiologique. On ne peut donc considérer une cellule sexuelle diploïde, comme équivalente à une cellule somatique.

STRASBURGER établit des relations très étroites entre le nombre des chromosomes et l'aptitude à la fécondation (1907 p. 166) : « Comment, dit-il, l'oosphère d'une espèce apogame de *Marsilia* peut-elle mieux montrer qu'elle n'a pas besoin de fécondation et ne peut pas être fécondée, qu'en mettant les anthérozoïdes dans l'impossibilité d'entrer dans l'archégone? Tandis qu'une oosphère à noyau haploïde liquéfie les cellules du canal, détermine l'ouverture du col de l'archégone et attire les anthérozoïdes, tout cela manque pour l'oosphère diploïde. Les cellules du canal ne se liquéfient pas, le col de l'archégone ne s'ouvre pas, la substance douée envers les anthérozoïdes de chimiotaxie positive fait défaut selon toutes les apparences. Le nombre diploïde de chromosomes supprime donc le besoin de fécondation. »

Mais FARMER et DIGBY (1907) ont fait connaître des Fougères où la parthénogénèse somatique se présente comme chez *Marsilia*. L'oosphère est diploïde, mais la liquéfaction des cellules du canal, l'ouverture du col, l'attraction des anthérozoïdes et l'entrée de ces anthérozoïdes dans le canal du col, se font absolument comme chez les espèces amphimixiques. Ces derniers phénomènes n'ont donc rien à voir avec le nombre des chromosomes contenus dans les noyaux de l'oosphère. Mais nous ne savons rien sur la possibilité ou l'impossibilité de la fécondation des oosphères diploïdes, qui doivent être considérées comme différentes, à la fois, des cellules somatiques et des oosphères haploïdes.

BLARINGHEM (1909) termine son étude sur la parthénogénèse des plantes supérieures, par des considérations générales que nous résumerons en partie : De l'ensemble des faits connus, l'auteur

conclut que la parthénogénèse, particulière à quelques familles, à quelques genres, est une qualité actuelle et non phylogénétique. Elle caractérise une ou quelques formes, dans des groupes qui n'ont entre eux aucune relation de parenté. Elle est d'origine récente et affecte seulement quelques rares lignées (parfois cependant toutes les espèces d'un même genre). On la rencontre surtout dans les familles peu homogènes (Urticacées, Renonculacées, Rosacées). Il serait imprudent de voir, dans l'hybridation, l'origine de toutes les formes parthénogénétiques, et *il se peut que la mutation ait joué un rôle plus important que l'hybridation, dans la production de lignées parthénogénétiques.*

CHAPITRE VII

Relations entre l'Apomixie et l'alternance de génération

La propagation végétative donne toujours naissance à un gamétophyte, si le point de départ se trouve dans des cellules de gamétophyte, ou à un sporophyte si le point de départ se trouve dans des cellules de sporophyte. L'un des stades est artificiellement supprimé. Mais l'alternance de génération peut reparaitre dans certaines conditions.

Il en est autrement dans la parthénogénèse et l'apogamie. STRASBURGER (1904 p. 160; 1905 p. 57) considère l'alternance de génération comme exclue dans la parthénogénèse somatique, car pour lui les sacs embryonnaires pourvus de noyaux diploïdes ne peuvent être considérés comme l'origine d'une nouvelle génération. Le même auteur écrit (1907 p. 167), à propos de la facilité avec laquelle la parthénogénèse peut s'établir chez les Chlorophycées et les Phéophycées: « Chez ces végétaux inférieurs, déjà sexuellement différenciés, mais qui ne forment pas une génération particulière aux dépens du produit de la fécondation, et où la germination de l'œuf est accompagnée de la réduction chromatique, la parthénogénèse apparaît facilement. Un gamète d'*Ulothrix* ou de *Spirogyra* renferme le même nombre de chromosomes que les cellules du filament de la plante. Si la fécondation n'a pas lieu, il suffit que la réduction chromatique soit exclue, et il est pourvu ainsi aux besoins de la génération haploïde représentant seule la plante. »

La parthénogénèse et l'apogamie excluent-elles l'alternance de génération? Une interprétation uniforme de l'alternance de génération n'est possible, selon WINKLER (1908 p. 118) que si on voit dans cette alternance une conséquence nécessaire de l'apparition

de la sexualité, et si on admet qu'elle existe partout à côté de la reproduction sexuelle.

On ne peut pas douter que la génération haploïde ne soit phylogénétiquement la plus ancienne (LOTSY 1905). Lorsque la première fusion de deux cellules à noyaux haploïdes eut lieu, écrit WINKLER, le produit de la fusion donna la première cellule à noyau diploïde. Elle était deux fois plus grosse que les cellules primitives, possédait une masse nucléaire double et un nombre de chromosomes double. Il est possible que des fusions successives aient donné des cellules diploïdes, tétraploïdes, etc... Cet accroissement de la masse nucléaire et du nombre des chromosomes a pris fin, quand la grosseur cellulaire la plus favorable à l'espèce a été atteinte. A ce moment, la fusion de gamètes ne fut plus possible, car le nombre des chromosomes aurait dépassé la valeur optima. Il dut se former uniquement des spores asexuées, et la génération diploïde se transforma en sporophytes.

Les spores asexuées ont peut-être été d'abord diploïdes; et la génération haploïde, par suite la sexualité, eût probablement disparu, si l'intérêt pour la plante de produire le plus grand nombre possible de spores avec la plus petite quantité possible de matériaux, n'avait pas eu pour conséquence l'apparition de noyaux haploïdes, et simultanément celle d'un nombre double de spores. A la génération diploïde échut alors la tâche de multiplier le plus possible l'espèce, au moyen du plus grand nombre possible de spores. La génération haploïde conserva à l'espèce les avantages apportés par l'amphimixie.

On voit l'importance de la génération haploïde diminuer au profit de la génération diploïde, à mesure qu'on s'élève dans la série végétale. La réduction extrême de la génération haploïde est atteinte chez les animaux, et aussi chez un certain nombre de plantes, où les spores deviennent directement des gamètes.

Ainsi, partout où la reproduction sexuelle existe, l'alternance de génération doit être réalisée; la génération sexuée étant toujours pourvue de noyaux haploïdes, la génération asexuée ne possédant que des noyaux diploïdes.

Quels que soient les développements relatifs du gamétophyte et du sporophyte, il est toujours possible de caractériser ces deux stades dans le développement d'une même espèce. CHAMBERLAIN (1905) écrit, à propos d'un travail d'ALLEN (1905) : « L'affirmation qu'il n'y a pas de génération pouvant être appelée sporophyte, paraît constituer une erreur importante. *Riccia* a aussi bien un spo-

rophyte que *Sequoia*, l'étendue du développement étant sans importance en ce qui concerne la réalité de la présence ou de l'absence d'un sporophyte. Le sporophyte, aussi bien dans les plantes inférieures que dans les plantes supérieures, commence avec l'œuf fécondé. Que l'œuf se divise une fois, deux fois, un million de fois ou pas du tout, il n'en résulte aucune modification dans ses titres au nom de sporophyte. Il existe une grande différence entre la réduction extrême et la suppression complète ».

Chez *Spirogyra*, le sporophyte n'est pas absent; il est simplement réduit à l'œuf, car dans sa germination ce dernier doit subir la réduction chromatique, pour donner naissance aux cellules des filaments. Or, ces cellules sont obligatoirement pourvues de noyaux haploïdes, puisqu'elles peuvent indifféremment rester cellules végétatives ou devenir cellules sexuelles copulantes, sans modification préalable. Il en résulte que l'œuf de *Spirogyra* est bien l'unique cellule du sporophyte.

Les considérations précédentes semblent montrer, que même chez les végétaux où la génération diploïde est unicellulaire, on ne peut pas soutenir que la parthénogénèse est facilitée par l'absence de l'alternance de génération. Ces mêmes considérations paraissent établir aussi que l'existence de la parthénogénèse ou de l'apogamie n'exclut pas l'alternance de génération, car cette alternance ne réside pas seulement, d'après WINKLER, dans l'alternance périodique du nombre des chromosomes dont STRASBURGER surtout a signalé la grande importance, mais elle réside encore dans la forme typique du sporophyte. En effet, le sporophyte de *Nephrodium molle* étudié par YAMANOUCI (1907), qui porte des sporanges et dont les noyaux sont haploïdes, ne peut évidemment pas, pour ce seul motif, être considéré comme un gamétophyte. De même, quand un prothalle à noyaux diploïdes, de Fougère présentant l'apogamie somatique, forme des archégones et des anthéridies, il est bien plus naturel de le considérer comme un gamétophyte que comme un sporophyte.

STRASBURGER (1907 p. 139) fait remarquer à propos de *Marsilia Drummondii*, dont le prothalle est pourvu de noyaux diploïdes, que la présence du nombre non réduit de chromosomes ne supprime pas les caractères spécifiques de la génération haploïde. Il ajoute que la présence du nombre diploïde est une condition nécessaire du développement du sporophyte.

Pourtant, on connaît des cas où des sporophytes de forme entièrement normale peuvent posséder des noyaux haploïdes. Il en est

ainsi chez *Nephrodium molle*, *Lastrea pseudomas* var. *cristata apospora*..., etc.

MEVES (1907) constate la présence, chez l'Abeille, du nombre haploïde de chromosomes pour le mâle, et du nombre diploïde pour la femelle.

FARMER et DIGBY (1907 p. 187) concluent, de l'ensemble des connaissances acquises, qu'il n'existe pas de corrélations nécessaires entre la réduction du nombre de chromosomes et l'alternance de génération.

On serait ainsi porté à conclure que le nombre de chromosomes ne permet pas de caractériser le sporophyte et le gamétophyte des plantes. S'il en est ainsi, la parthénogénèse et l'apogamie n'apporteraient que des modifications de peu d'importance.

Malgré ces divergences, le nombre des chromosomes reste, conformément aux données de STRASBURGER, le meilleur caractère établissant l'existence bien générale de l'alternance de génération.

RELATIONS ENTRE LA PARTHÉNOGÉNÈSE ET LE POLYMORPHISME

STRASBURGER (1904 p. 144; 1907 p. 171) et TISCHLER (1908 p. 136) ont signalé le fait remarquable et important de la coexistence fréquente de la parthénogénèse et du polymorphisme. Parmi les genres où la parthénogénèse a été démontrée avec certitude, le plus grand nombre est assurément très polymorphe; ex. : *Alchemilla*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Marsilia*, *Athyrium*, *Nephrodium*. *Chara crinita* est la plus polymorphe des Characées. De même, *Wikstrœmia* est très variable (WINKLER, 1908 p. 147).

Le polymorphisme a occasionné, selon STRASBURGER, une diminution des tendances sexuelles, pouvant atteindre la stérilité, et la stérilité a favorisé l'apomixie. Mais ce savant (1907 p. 171) a vu aussi que son opinion ne pouvait pas être généralisée. Les genres polymorphes *Rubus* et *Rosa* n'ont éprouvé aucun trouble dans leurs fonctions sexuelles. Ainsi, le polymorphisme n'entraîne pas obligatoirement l'existence de la parthénogénèse et de l'apogamie.

TISCHLER (1908 p. 139) a signalé les rapports possibles entre l'apogamie et le polymorphisme. Ainsi, chez *Potentilla Tabernæmontana* soupçonnée de mutation, le pollen est souvent stérile, tandis que chez *Potentilla rubens* de forme constante, il n'y a que

du pollen fertile. Pourtant, la fécondation est normale dans les deux cas, car le nombre des grains de pollen fertiles est assez élevé, même dans le premier cas.

Un point semble cependant hors de doute; c'est que, privés des influences compensatrices apportées par l'amphimixie, ces types, devenus parthénogénétiques ou apogames par mutation, ont pu se maintenir constants. Cependant STRASBURGER (1905 p. 155) ne lie pas nécessairement la variation et la mutation à l'existence de la sexualité, et il admet qu'elles peuvent être réalisées, après la perte des phénomènes sexuels, par le système végétatif ou par les semences d'origine apomixique.

CHAPITRE VIII

Causes déterminantes et conséquences de la Parthénogénèse et de l'Apogamie

On ne peut pas douter de l'existence des changements profonds que subit la fleur, sous l'influence de la pollinisation, et indépendamment de la fécondation. Inversement, on peut supposer que la suppression de la pollinisation entraîne des modifications de nature physico-chimique, dans l'ovaire des plantes normalement amphimixiques. Ces changements survenus sont peut-être, d'après WINKLER (1908), les agents provocateurs de la parthénogénèse. Nous savons que chez les Orchidées, la germination du pollen et la pénétration du tube pollinique ne sont que des stimulants, qui déterminent la maturation des ovules. Nous savons aussi que, dans la parthénocarpie, le développement de l'ovaire en fruit n'a lieu souvent que comme conséquence de la pollinisation. La formation d'embryons adventifs peut aussi exiger la pollinisation; il en est ainsi dans le genre *Opuntia* (GANONG 1898). En un mot, il existe peut-être un facteur caché qui communique à l'oosphère, incapable par elle-même de développement, l'aptitude au développement. Il est donc nécessaire de chercher la cause qui, dans chaque cas particulier, provoque le développement de l'oosphère.

a) On pourrait peut-être admettre, dans une certaine mesure, que l'existence de la parthénocarpie autonome est susceptible, en raison de l'intimité des relations entre la paroi du fruit et la semence, de provoquer la parthénogénèse.

b) ERNST (1886) signale l'influence possible d'une nourriture très abondante sur le développement apomixique. Il cite le cas de *Disciphania Ernstii*, dont la parthénogénèse ne s'observe, dans l'inflorescence, que sur les ramifications renflées en massue et gorgées

de produits nutritifs. STRASBURGER émet une opinion semblable à celle d'ERNST. Pour WINKLER, l'influence exercée par l'abondance des substances nutritives n'est pas soutenable. Il en donne la preuve expérimentale suivante : Si on prend soin, en brisant toutes les fleurs, sauf une, dans une riche inflorescence, de déterminer vers cette fleur unique, protégée par castration contre la pollinisation, un courant particulièrement intense de substances nutritives, on ne constate chez aucune des plantes étudiées (*Veronica virginica*, *Oenothera biennis*, *Aconitum Napellus*) la moindre trace de développement parthénogénétique. D'ailleurs, la Banane, cultivée depuis des milliers d'années, donne des fruits très développés et gorgés de substances nutritives, sans produire de semences (sauf des cas exceptionnels).

c) Enfin, voici une observation importante d'OVERTON (1904) : *Thalictrum purpurascens* présente, à côté les unes des autres, des fleurs parthénogénétiques et des fleurs amphimixiques. *Hieracium excellens* présente la même particularité (ROSENBERG 1907 p. 156). Les conditions de nutrition étant les mêmes dans les deux groupes de fleurs, on ne peut les invoquer pour expliquer la parthénogénèse.

LÆB (1911), dans ses travaux bien connus sur la parthénogénèse expérimentale, a démontré que, pour les œufs non fécondés d'animaux marins, de très légères variations de la pression osmotique du milieu suffisent pour produire le développement parthénogénétique. OVERTON soupçonne que, de même, chez *Thalictrum*, il se produit autour de l'oosphère des changements dans la pression osmotique, suffisants pour déterminer son développement parthénogénétique.

OVERTON (1913) détermine le développement parthénogénétique des oosphères de *Fucus*, en combinant l'action des solutions hypertoniques à celle des acides gras (acide acétique ou acide butyrique); méthode appliquée déjà avec succès par LÆB dans le règne animal. Ces acides agiraient, suivant LÆB, non par une action coagulante entraînant la formation de la membrane, mais par la dissolution des substances grasses voisines de la surface de l'œuf animal. LÆB constate, en effet, que l'efficacité de l'acide gras croît avec son pouvoir dissolvant pour les graisses, et non avec son pouvoir coagulant. DELAGE (1907-1908) est en désaccord avec LÆB sur ce point, car avec ses réactifs (dont la nature et l'application sont, il est vrai, très différentes) l'efficacité augmente avec le pouvoir coagulant.

Les succès d'OVERTON dans l'application, chez un végétal (*Fucus*)

(voir p. 53), d'une méthode éprouvée chez les animaux, permettent de supposer que la méthode si efficace de DELAGE (1907-1908) (tannin et ammoniacque) donnera des résultats intéressants. Voici les considérations et les faits qui ont progressivement amené DELAGE à l'emploi du tannin et de l'ammoniacque, dans ses essais de parthénogénèse expérimentale chez les Échinodermes : Les phénomènes essentiels de la division de l'œuf pouvant tous être rapportés à des coagulations ou à des liquéfactions successives de colloïdes protoplasmiques, DELAGE a pensé qu'en provoquant les premières par un acide et les secondes par un alcali, il aurait des chances de déterminer la parthénogénèse tout entière. Cette méthode, appliquée dans des conditions rigoureusement décrites par l'auteur, aboutit au succès. Les acides chlorhydrique, azotique, sulfurique, oxalique, acétique et formique manifestèrent une activité à peu près équivalente ; la soude et la chaux ont à peu près la même action que l'ammoniacque ; la potasse donne de mauvais résultats.

Le traitement par les acides, suivi d'un traitement par les alcalis donnant de bons résultats, DELAGE eut l'idée de recourir à une substance ayant des propriétés coagulantes particulières. C'est ainsi qu'il a été amené à essayer le tannin. Les résultats fournis par l'action successive du tannin et de l'ammoniacque, même dans des solutions isotoniques à l'eau de mer, ont dépassé les espérances de l'auteur.

Toutefois, les idées relatives à la formation d'une membrane vitelline sous l'influence des acides, et à la dissolution de la membrane nucléaire sous l'influence des alcalis, ont une valeur purement théorique. DELAGE, en effet, écrit : « S'il est incontestable que le traitement par le tannin et par l'ammoniacque détermine le développement des œufs non fécondés, rien ne prouve que le tannin agisse en déterminant la formation de la membrane vitelline, ni l'ammoniacque en dissolvant la membrane nucléaire. »

Un fait seulement est certain, relativement aux expériences de DELAGE, à celles de LÖB et à celles d'OVERTON, c'est que les réactifs utilisés préparent, rendent possibles, des processus qui s'accomplissent ensuite dans l'eau de mer.

Il était utile, croyons-nous, d'exposer brièvement ici le principe d'une méthode qui, préférée aux autres chez les animaux, est sans doute appelée à rendre de grands services chez les végétaux. Les Fucacées fourniront peut-être un bon matériel, pour l'étude comparative de la valeur des diverses méthodes.

COULTER et CHAMBERLAIN (1904 p. 212), s'appuyant sur les

idées d'OVERTON, relatives à *Thalictrum purpurascens* (voir p. 108), soupçonnent l'existence de la parthénogénèse, toutes les fois que la segmentation de l'oosphère est tardive. Ainsi, ces auteurs soupçonnent l'existence de la parthénogénèse chez quelques Burmanniacées, parce que TREUB (1883) n'a observé la division de l'œuf qu'après un développement considérable de l'albumen.

L'opinion de COULTER et CHAMBERLAIN est infirmée par le développement immédiat de l'oosphère de plusieurs plantes parthénogénétiques. Chez d'autres plantes nettement amphimixiques, au contraire, le développement de l'oosphère n'a pas lieu aussitôt après la fécondation. Ainsi, chez *Thea chinensis*, nettement amphimixique, l'oosphère se met au repos après la fécondation, pendant une durée pouvant atteindre huit mois (CAVARA 1898 p. 239). La division tardive ou précoce de l'œuf ne permet pas de conclure avec certitude à l'existence ou à l'absence de la parthénogénèse.

d) STRASBURGER (1904 p. 158) et KIRCHNER (1904 b p. 95) admettent que l'apparition de l'apomixie résulte d'une diminution ou de la perte totale des tendances sexuelles. Suivant STRASBURGER (1904 p. 159) l'apomixie peut même naître d'« une séparation des sexes ». Cette séparation, qui existe chez *Thalictrum purpurascens* et *Antennaria alpina*, aurait gêné la pollinisation et créé ainsi des conditions favorisant l'apomixie. Il semblerait donc que la parthénogénèse soit le résultat des obstacles qui s'opposent à la pollinisation et à la fécondation, et non le résultat de la perte spontanée des caractères sexuels.

L'absence complète de pollen chez les plantes, et la séparation des sexes, ne sont pas les seuls obstacles à la fécondation. GUIGNARD (1886 et 1887) signale, chez les hybrides dont les étamines ne sont pas transformées en staminodes, un arrêt de développement des grains de pollen qui peut se manifester de très bonne heure : « Ou bien, écrit-il, le jeune grain, avec son noyau primitif, ne s'accroît pas et meurt; ou bien, tout en s'accroissant pour devenir en apparence normal, il ne divise pas son noyau et reste par suite dépourvu du pouvoir générateur, tout en ayant parfois la faculté germinative; ce qui explique en partie pour quelle raison, dans certains cas, la fécondation n'a pas lieu, alors même que le tube pollinique peut se former sur le stigmate de la fleur; ou bien encore une partie des grains de pollen, pourvus de leurs deux noyaux, perdent leurs caractères normaux avant la déhiscence des anthères, ce qui entraîne également l'impuissance fonctionnelle. »

On peut se demander par quel mécanisme les difficultés de polli-

nisation, et par suite de fécondation, peuvent avoir une telle action déterminante. STRASBURGER (1904 p. 152) écrit que les obstacles à la pollinisation « compromettant la durée de l'espèce, l'apogamie intervient parfois comme moyen de secours ».

WINKLER (1908 p. 134) se demande pourquoi la propagation végétative n'a pas été utilisée plus souvent par les plantes, pour remplacer l'amphimixie perdue. Il ajoute : « Si la parthénogénèse et l'apogamie existaient déjà avant les obstacles opposés à la pollinisation, alors seulement on pourrait soutenir que les difficultés de pollinisation ont contribué à leur existence exclusive ». Il serait difficile d'admettre, en effet, que la parthénogénèse et l'apogamie n'aient pas été d'abord exceptionnelles, puis facultatives, avant de devenir la règle générale dans une espèce déterminée.

L'absence de pollinisation ne donne pas une explication satisfaisante des causes de l'apogamie et de la parthénogénèse.

e) Nous avons cité plus haut des preuves naturelles et expérimentales, du fait que l'abondance des substances nutritives ne suffit pas à déterminer la parthénogénèse. Les modifications physico-chimiques, apportées dans l'entourage de l'oosphère par la suppression de la pollinisation, ne paraissent pas devoir expliquer davantage l'apomixie, car il a fallu, dit WINKLER (p. 135), au début, une fleur dont l'oosphère se comportait, par mutation, autrement que celles de toutes les autres fleurs.

f) Selon TISCHLER (1907 p. 383), l'apogamie s'est établie comme moyen de secours à la suite d'une mutation et de la stérilité du pollen. En réalité, il n'existe encore aucune raison prouvant que la parthénogénèse et l'apogamie sont dues à la stérilité du pollen.

g) Pour déterminer les conditions qui font apparaître la parthénogénèse, on pourrait peut-être utiliser avec profit les plantes qui possèdent à la fois des fleurs parthénogénétiques et des fleurs nécessairement amphimixiques, telles que *Thalictrum purpurascens* et de nombreuses espèces du genre *Hieracium*.

Nous avons déjà dit (p. 82) que les recherches de TREUB (1902) rendent sinon certaine, du moins très probable, l'existence de la parthénogénèse chez *Ficus hirta*. La formation des semences n'a lieu que dans les réceptacles visités par *Blastophaga*. TREUB pense que la piqûre de cet insecte provoque le développement parthénogénétique de l'oosphère, et son opinion est appuyée par l'action morphogène bien connue de la piqûre et du dépôt d'œufs d'insectes, dans la production des galles.

Cependant, EISEN (1896) a montré par des expériences de pol-

linisation que, chez le Figuier de Smyrne, la maturation des réceptacles dépend, non de la piqure des insectes pollinisants, mais de la pollinisation elle-même. En effet, le transport du pollen au moyen d'une plume d'oie produit le même effet que la pénétration d'un insecte porteur de pollen.

Chez *Opuntia vulgaris*, d'après GANONG (1898 p. 224), la pollinisation est indispensable à la formation d'embryons adventifs, mais la fécondation ne l'est pas. Ce fait est bien de nature à faire admettre l'influence de la pollinisation dans l'apparition de la parthénogénèse.

h) Une autre explication du phénomène de la parthénogénèse, qui a de l'affinité avec les précédentes, repose sur les expériences de GODLEWSKI (1906) relatives aux croisements entre Échinidés et Crinoides. Cet auteur a observé que les œufs de plusieurs espèces d'Échinidés fécondés par le sperme d'*Antedon rosacea*, fournissent des individus présentant exclusivement les caractères maternels. Cette observation rappelle celle que nous avons citée plus haut (p. 78), à propos des *faux hybrides* de *Zygopetalum Mackayi* en particulier. Mais ici, GODLEWSKI a pu observer la fusion régulière du noyau spermatique et du noyau de l'œuf. Ce phénomène doit être regardé, d'après WINKLER (1908 p. 141), comme une fécondation normale, dans laquelle les caractères mâles ne sont pas capables de manifester leurs propriétés. Cette explication est peut-être applicable aux *faux hybrides*, mais il faut, avant d'émettre une semblable opinion, constater, ici aussi, la fusion des noyaux sexuels.

MILLARDET (1894) écrit, à propos de la fausse hybridation : « L'hybridation, comme la fécondation normale, résulte de la fusion de deux cellules, l'une mâle et l'autre femelle. Chez les végétaux cette fusion est complète, c'est-à-dire que les deux cellules concourent tout entières, intégralement, sans rien perdre auparavant de leur substance, à la formation de l'embryon. Si donc celui-ci ressemble davantage, ou même exclusivement, par la suite, à un de ses parents, cela ne tient pas à ce que la cellule mâle ou femelle, qui représente l'autre parent, aurait perdu une partie plus ou moins importante de sa substance avant la fécondation. Cela ne peut tenir qu'à ce fait que, par l'acte même de la fécondation, certaines parties importantes de la cellule mâle ou femelle ont été neutralisées, peut-être annihilées par la cellule adverse, comme deux substances chimiques qui se précipitent mutuellement. »

Le phénomène de la fausse hybridation peut aussi être considéré,

comme résultant du développement parthénogénétique de l'un des deux gamètes non fusionnés. On peut supposer, bien qu'avec une certaine difficulté, que le nouveau milieu réalisé par le sac embryonnaire pour le gamète mâle, ou l'excitation de l'oosphère produite par l'arrivée du tube pollinique et du gamète mâle dans le sac embryonnaire, sont peut-être de nature à provoquer le développement de l'un des deux gamètes avant toute fusion nucléaire. De là, l'apparition possible et exclusive des caractères maternels ou des caractères paternels. Une minutieuse étude cytologique de la fausse hybridation peut seule nous donner la solution de ce problème.

i) Les seuls renseignements précis que nous avons sur la nature des facteurs qui déterminent la parthénogénèse, nous sont fournis par les expériences de parthénogénèse expérimentale. Les expériences de KLEBS (1896), sur la parthénogénèse expérimentale chez les Algues, ont établi l'influence de la température et des variations physico-chimiques du milieu.

KLEBS, étudiant chez les Algues l'influence de la température, a montré (1896 p. 209) que la copulation, chez *Protosiphon*, est assez indépendante de la température entre 0° et 23°. Mais si l'on fait agir sur les éléments sexuels, au voisinage de leur maturité, une température constante de 25° à 27°, ils perdent leur aptitude à la copulation, mais ne périssent pas et deviennent des parthénospores qui donnent de nouvelles plantes. Les températures comprises entre 29° et 40° n'influencent pas sensiblement la copulation.

STRASBURGER (1907) n'a pas pu vérifier les faits publiés par NATHANSOHN (1900), sur l'influence de l'élévation de température dans le développement parthénogénétique des oosphères non fécondées. Cependant, STRASBURGER a constaté une action favorable de la température sur le développement en ces termes : « Avant que l'oosphère non fécondée de *Marsilia Drummondii* se décide, malgré son nombre diploïde de chromosomes, à entrer en développement parthénogénétique, elle paraît avoir une certaine résistance à vaincre. Les échantillons fixés à un moment qui permettait de s'attendre à un début de développement, montraient de nombreuses oosphères encore au repos. L'action déterminante de la fécondation manquait, mais elle pouvait cependant être remplacée, dans des limites déterminées, par l'élévation de la température de l'eau. »

j) KLEBS est aussi parvenu à provoquer expérimentalement la parthénogénèse, en produisant des variations dans la composition physico-chimique du milieu. Ainsi, les gamètes de *Protosiphon* perdent l'aptitude à la copulation, lorsqu'on les place dans de riches

milieux nutritifs, ou dans des solutions concentrées de sucre de canne. De même, chez *Spirogyra*, la parthénogénèse a été déterminée expérimentalement, à l'aide de solutions salines ou de solutions de sucre de canne de concentrations déterminées. Il en est de même chez *Chlamydomonas media*.

KLEBS (1896 p. 218) pense que chez *Protosiphon* « l'entrée du sel dans le corps protoplasmique de l'oosphère lui enlève l'aptitude à la copulation, et la sortie du sel lui rend cette aptitude. Les sels agissent comme obstacle, d'abord par leurs propriétés chimiques, en second lieu par leur puissance hygrométrique ».

Le mode d'action de ces riches milieux nutritifs et des solutions sucrées ou salines concentrées est sans doute le même que celui des solutions hypertoniques (salines ou sucrées) dans les expériences de LÖB et de DELAGE. En dehors de l'action dépendant de la nature même du sel ou du sucre, les solutions concentrées employées correspondent à une déshydratation (par voie chimique) importante, surtout pour les plantes d'eau douce. Les expériences de GIARD (1904) semblent donner à cette déshydratation, à cette dessiccation particulière, une importance considérable. GIARD fit sur *Asterias rubens*, en parfait état de maturité génitale, les essais suivants : il enleva des glandes génitales et fit des prélèvements d'œufs. Un lot d'œufs fut immergé sans addition de spermatozoïdes; un deuxième lot fut additionné de spermatozoïdes; un troisième lot fut laissé dans les glandes femelles et placé sur du papier buvard.

Les œufs additionnés de spermatozoïdes furent fécondés et évoluèrent régulièrement.

Les œufs immergés sans addition de spermatozoïdes demeurèrent complètement stériles.

Quant aux œufs desséchés partiellement sur le papier buvard, ils se segmentèrent dans la proportion de 15 % environ, pour les cas les plus favorables.

La déshydratation (par voie physique) agirait, selon l'auteur, comme la déshydratation (par voie chimique) produite à l'aide des solutions salines hypertoniques.

k) La parthénogénèse réalisée par DELAGE (1908), au moyen de bains électriques agissant sur des ovules vierges d'Échinodermes, ouvre des voies nouvelles à l'étude de cette intéressante question, dans le règne végétal comme dans le règne animal.

DELAGE, cherchant à interpréter le mode d'action des acides et des alcalis dans la parthénogénèse expérimentale, se demande si

leur action (commune à la plupart des acides et alcalis) n'est pas attribuable à leur charge électrique, et s'il ne serait pas possible de remplacer les acides et les alcalis par l'application successive de charges électriques de signes contraires.

On sait, grâce aux expériences de LILLIE, que les noyaux libres et les spermatozoïdes plongés dans un liquide et soumis à l'électrolyse se conduisent comme les colloïdes négatifs, sont attirés vers le pôle positif, et par conséquent sont chargés négativement. Inversement, les œufs riches en protoplasma et les leucocytes à petit noyau sont transportés vers le pôle négatif.

La réduction chromatique qui accompagne la production des cellules sexuelles haploïdes, l'élimination de la presque totalité du protoplasma dans la production des gamètes mâles (animaux et végétaux), et l'accroissement de la masse protoplasmique dans les gamètes femelles, rompent l'équilibre qui existe normalement entre les charges électriques de noms contraires du noyau et du protoplasma. Cet équilibre, considéré comme nécessaire à la division de l'œuf, est normalement rétabli par la fécondation. Mais DELAGE a pu donner aux ovules vierges d'Oursins la faculté de se développer, par la méthode des bains électriques, en dehors de toute fécondation.

Voici, brièvement décrite, la méthode appliquée par l'auteur. Il s'agissait de soumettre les œufs, non à un courant électrique avec tous les effets de l'électrolyse, mais à l'influence de charges électriques sans courant galvanique. DELAGE prépara de petits condensateurs-cuvettes (fig. 37), au moyen d'une mince lame de mica carrée, de 10 centimètres environ de côté, portant : 1^o sur une face, une feuille d'étain collée formant l'armature extérieure du condensateur; 2^o sur l'autre face, un anneau en verre épais de 1 centimètre de hauteur environ, formant la paroi latérale de la cuvette et collé au moyen d'un lut assurant l'étanchéité. L'électrolyte versé avec les œufs dans la cuvette forme l'armature supérieure du condensateur. Les deux armatures étaient mises en relation avec les pôles d'une pile, par l'intermédiaire d'un commutateur permettant de changer instantanément le signe de la charge dans les deux armatures. Dès que la communication avec les pôles de la pile est établie, les armatures se chargent, et l'électricité répandue dans le liquide conducteur qui remplit la cuvette, attirée par l'électricité de signe contraire de la lame d'étain, se condense au ras de la lame de mica, c'est-à-dire au fond de la cuvette. Il y a là une couche horizontale infini-

ment mince, où la charge est accumulée; et c'est précisément sur cette couche que se trouvent les œufs. Ceux-ci sont donc soumis à l'action d'une couche électrisée, formée par une charge sans courant et, par conséquent, sans électrolyse.

L'auteur voulant produire successivement les effets d'un alcali, puis d'un acide, a soumis les œufs, d'abord à une charge positive, puis à une charge négative. La charge positive doit agir moins longtemps que la charge négative, ce qui est d'accord avec l'affinité de la chromatine vis-à-vis des colorants basiques, c'est-à-dire avec sa nature acide.

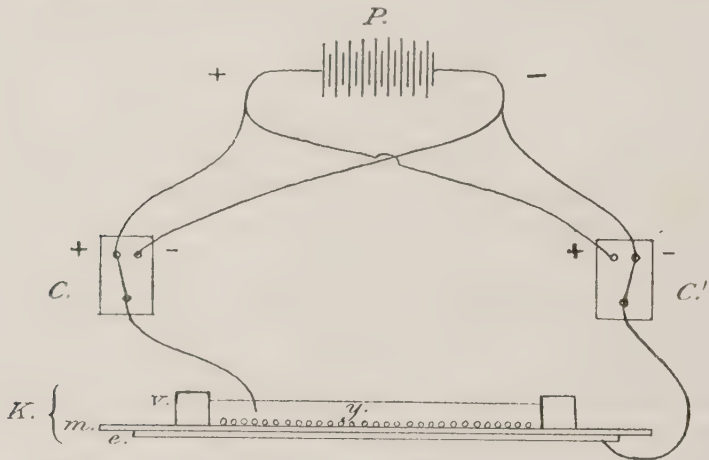


Fig. 37. — Schéma du dispositif expérimental. — P, pile électrique; C, C', commutateurs permettant de mettre l'un ou l'autre pôle en rapport avec l'électrolyte ou la lame d'étain; K, condensateur-cuvette, en coupe; m, lame de mica qui en forme le fond; e, feuille d'étain extrêmement mince; v, anneau de verre formant la paroi verticale de la cuvette; γ, électrolyte formant l'armature supérieure du condensateur; au fond, les œufs sur une seule couche.

La production de larves parthénogénétiques s'est réalisée un tel nombre de fois, et dans des conditions telles de rigueur expérimentale, qu'elle constitue désormais un fait acquis à la science.

DELAGE a donc montré ainsi, que la masse de chromatine apportée à l'œuf par le spermatozoïde, agit surtout en doublant la charge électrique du noyau haploïde de l'œuf non fécondé.

Il est permis de penser que, la charge négative étant uniforme pour tous les noyaux, animaux ou végétaux (comme le laisse supposer leur affinité générale pour les colorants basiques) (1), la mé-

(1) L'attraction et la fusion des noyaux sexuels, et l'union des anses chromatiques de même signe qui caractérise la métaphase de la karyokinèse, sont incompatibles avec l'hypothèse de l'uniformité de la charge électrique négative des éléments nucléaires, et enlèvent à la question son apparente simplicité.

thode des bains électriques permettra d'obtenir le développement parthénogénétique des oosphères libres (*Fucus* par exemple), et peut-être aussi celui des oosphères cachées dans un gamétophyte.

BATAILLON (1910-1911) a publié sur la parthénogénèse d'origine traumatique de très importants et très intéressants travaux, qui ne donnent plus libre cours à toutes les hypothèses émises, pour expliquer le rôle des divers agents chimiques ou physiques utilisés par les auteurs pour provoquer artificiellement la parthénogénèse.

Les œufs de certains Batraciens anoures (*Pelodyte* et *Calamite*), traités par le sperme de *Triton alpestris*, présentent une segmentation d'une grande uniformité, quoique tardive, irrégulière et abortive. Mais le noyau femelle préside seul à tous les phénomènes visibles de la division; les spermatozoïdes arrivés plus ou moins nombreux à la surface de l'œuf ne l'ont point pénétré. Au point de vue morphologique, on peut dire que toute amphimixie, plasmatique ou nucléaire, fait défaut; il y a simplement contact des éléments sexuels.

BATAILLON s'est demandé si une irritation produite à la surface de l'œuf ne suffirait pas à déterminer son développement parthénogénétique. Il est arrivé à déterminer l'évolution parthénogénétique complète des œufs vierges de Grenouille (*Rana fusca*), par une simple piqûre de la surface, faite au moyen de stylets de verre ou mieux de platine. Une simple excitation mécanique suffit donc, chez *Rana fusca*, pour déterminer la parthénogénèse.

L'application de la méthode traumatique de BATAILLON aux végétaux; conduira peut-être à des résultats intéressants.

CONSÉQUENCES DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE ET DE L'APOGAMIE

Ces deux modes d'apomixie permettent aux plantes qui en sont pourvues de produire des semences indépendamment des facteurs externes, c'est-à-dire de la fécondation. Ils assurent une production abondante de graines, même lorsque la floraison a lieu dans des circonstances défavorables à la pollinisation, telles que la rareté des insectes, l'humidité, le froid, etc.

La parthénogénèse et l'apogamie sont regardées souvent comme des moyens de secours utilisés par l'espèce pour se perpétuer, lorsque, par suite de circonstances quelconques, la pollinisation est devenue difficile ou absolument impossible, ou lorsque le pollen est stérile.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, Ch. E. (1905), Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete* (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 23, 1905, p. 285-292).
- ANDERSSON, G., och HESSELMAN, H. (1900), Bidrag til käänedomom Spetsbergens och Beeren Eilands kärlväxtflora (*Bihang till Svenska Vet.-Akad. Handl.*, Bd 26, Afd. 3 Nr. I, 1900).
- ARCANGELI, G. (1876), Sulla *Pilularia* e la *Salvinia* (*Nuovo Giorn. botan. ital.*, t. 8, 1876).
- BAINIER, G. (1883), Sur les zygosporées des Mucorinées (*Ann. d. Sc. nat. bot.* 6^e sér., t. XV, 1883, p. 342-356).
- BARKER (1903), The Morph. an dev. of the ascocarp in *Monascus* (*Ann. of Botany*, 1903).
- BARY (DE) (1866), Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig, Engelmann, 1866.
- BARY (DE) (1878), Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen (*Botan. Zeitung*, Bd 36, 1878, p. 449).
- BARY (DE) (1884), Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig, 1884.
- BATAILLON, E. (1908), Les croisements chez les Amphibiens au point de vue cytologique (*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CXLVII, p. 642).
- BATAILLON, E. (1910-1911), Problème de la fécondation, circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie, et la parthénogénèse traumatique (*Arch. de Zool. experim. et gén.*, 5^e sér., t. VI, 1910-1911).
- BAUR, E. (1901), Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien (*Flora*, Bd 88, 1901, p. 319-332).
- BAUR, E. (1904), Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien, I. (*Botan. Zeitung*, Bd 62, 1904, 1. Abt., p. 21-44).
- BECK VON MANAGETTA, G. (1901), Neue Beobachtungen über Parthenogenesis im Pflanzenreiche (*Lotos*, N. F., Bd 21, 1901, p. 151-153).
- BERNHARDI (1839), Sur la formation des graines sans l'aide de la fécondation (*Ann. Sc. nat. bot.*, 2^e sér., t. XII, p. 362).
- BERTHOLD, G. (1881), Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporéen (*Mitteil. d. zool. Station zu Neapel*, Bd 2, 1881, p. 401-412).
- BEYERINCK, W. J. (1904), *Chlorella variegata*, ein bunter Mikrobe (*Rec. des trav. botan. néerlandais*, I, p. 14-28).
- BITTER, G. (1904), Parthenogenesis und Variabilität der *Bryonia dioica* (*Abhandl. d. naturwiss. Vereins Bremen*, Bd 18, 1904, p. 99-107).
- BLACKMAN, V. H. (1904), On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineae (*Ann. of Botany*, vol. 18, 1904, p. 323-374).
- BLACKMAN, V. H., and FRASER, H. I. C. (1905), On the Sexuality and Development of the Ascocarp of *Humaria granulata* QUÉL. (*Proc. of the Royal Soc. London*, Sér. B, vol. 77, 1905-1906, p. 354-368).

- BLACKMAN et FRASER (1905), Fertilization in *Sphaerotheca* (*Ann. of Botany*, vol. 19, 1905).
- BLARINGHEM (1909), La Parthénogénèse des plantes supérieures (*Bull. scientifique de France et de Belgique*, t. XLIII, p. 113, 1909).
- BONAVIA, E. (1890), Fertilization without pollen (*Gard. Chronicle*, 3^e série, vol. 8, 1890, p. 295).
- BOVERI, Th. (1889), Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften (*Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. und Physiol. zu München*, Bd V, 1889, p. 73).
- BRAUN, A. (1857), Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen (*Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, phys. Kl.*, 1856, p. 311-376).
- BRAUN, A. (1860), Ueber Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne, (*Ebenda*, 1859, p. 109-263).
- BRIZI, U. (1892), Appunti di teratologia briologica (*Annuario del Ist. botan. di Roma*, vol. 5, 1892, p. 53-57).
- BROOKS (1910), The devel. of *Gnomonia erythrostoma* (*Ann. Botan.*, vol. 24, 1910).
- BROWN, W. H. (1909), Nuclear phenomena in *Pyronema confluens* (*John Hopkin's Univ. Circul.*, N° 6, 1909).
- BUCHHOLTZ (1911), Ueber die Befruchtung von *Endogone lactiflua* (*Ann. mycol.*, Bd 9, 1911).
- BUYSMAN, M. (1892), *Morus nigra* (*Gartenflora*, Bd 41, 1892, p. 529).
- CAMERARIUS, R. J. (1961a), Semina mori subventanea (*Ephem. Germ.*, Dec. II, Ann. IX, p. 212).
- CAMERARIUS, R. J. (1691b), Ova mercurialis subventanea (*Ephem. Germ.*, Dec. II, Ann. X, p. 90).
- CAMERARIUS, R. J. (1694), De Sexu plantarum epistola (*Ephem. Germ.*, Dec. III, Ann. III, p. 31). Veir traduction allemande par M. MOBIUS (*Ostwald's Klassiker*, n° 105).
- CAMPBELL, D. H. (1905), Studies on Obraceae. III (*Ann. of Botany*, vol. 14, 1905, p. 329-345).
- CANDOLLE, A. DE (1905), La parthénogénèse chez les plantes, d'après les travaux récents (*Arch. d. Sc. phys. et nat.*, 4^e sér., t. XIX, 1905, p. 259-272).
- CARRIÈRE, E. A. (1881), Fructification du *Pandanus furcatus* (*Rev. horticole*, t. LIII, 1881, p. 174-176).
- CAVARA, F (1898), Ricerche sullo sviluppo del frutto della *Thea chinensis* SIMS. (*Boll. della Soc. botan. ital.*, 1898, p. 238-241).
- CHAMBERLAIN, Ch. J. (1897), Contribution to the life history of *Salix* (*Botan. Gaz.*, vol. 23, 1897, p. 147-179).
- CHAMBERLAIN, Ch. J. (1905), Alternation of generations in animals from a botanical standpoint (*Ebenda*, vol. 39, 1905, p. 137-144).
- CHAUVEAUD, G. (1892), Sur la fécondation dans les cas de polyembryonie. Reproduction chez le Domppte-venin. Paris, 1892.
- CHODAT, R., et BERNARD, C. (1900), Sur le sac embryonnaire de l'*Helosis guyanensis* (*Journ. de Botan.*, t. XIV, 1900, p. 72).
- CHURCH, The polymorphy of *Cutleria multifida* (*Ann. of Botany*, vol. 12, 1898).
- CIENKOWSKI, L. (1876), Ueber die Morphologie der *Ulotricheen* (*Bull. de l'Acad. des Sc. de Saint-Petersbourg*, Bd 21, 1876, p. 529).
- CLAUSSEN, P. (1906), Ueber neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 24, 1906, p. 11 et 38).
- CLAUSSEN, P. (1907), Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens* (*Ebenda*, Bd 25, 1907, p. 586-590).
- COOK, A. J. (1895), Parthenogenesis among plants (*Rural Californian*, vol. 18, 1895, p. 237-238).
- CORRENS, C. (1899), Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. I. Iena, 1899.
- CORRENS, C. (1905), Gregor MENDEL's Briefe an Carl NAEGELI (*Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. kgl.-sächs. Gesellsch. d. Wissensch.*, Bd 29, 1905, p. 189-265).
- CORRENS, C. (1907), Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin, 1907.

- COULTER, J. M. (1902), Parthenogenesis in seed plants (*Science, N. S.*, vol. 15, 1902, p. 462-463).
- COULTER, J. M. and CHAMBERLAIN, C. J. (1904), Morphology of Angiosperms. London, 1904.
- CROUAN frères (1855 et 1857), Observations microscopiques sur l'organisation, la fructification et la dissémination de plusieurs genres d'Algues appartenant à la famille des Dictyotées (*Bull. Soc. Bot. de France*, 1855 et 1857).
- CROUAN frères (1876), Florule du Finistère. Brest, 1876.
- CUNNINGHAM, D. D. (1888), On the phenomena of fertilization in *Ficus Roxburghii* WALL. (*Ann. of the Roy. Botan. Garden Calcutta*, vol. 1, 1888, Appendix, p. 15-47).
- DACHNOWSKI, A. (1907), Zur Kenntnis der Entwicklungs-Physiologie von *Marchantia polymorpha* (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 44, 1907, p. 254-286).
- DALE (1903), Observations on Gymnoascacæ (*Ann. of Bot.*, vol. 17, 1903).
- DANGEARD (1893), Recherches histologiques sur les Urédinées (en collaboration avec Sappin-Trouffy) (*C. R. Ac. Sc.*, séance du 30 janvier, p. 211-213).
- DANGEARD (1893), Une pseudo-fécondation chez les Urédinées (en collaboration avec Sappin-Trouffy) (*C. R. Ac. Sc.*, séance du 6 février, p. 267-269).
- DANGEARD (1894), La reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, 4^e série, 1894).
- DANGEARD (1895), Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes (*Le Botaniste*, 4^e sér., 1895).
- DANGEARD (1897), Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, 2^e série, 1897).
- DANGEARD (1903), Recherche sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes (*Le Botaniste*, 9^e série, 1903).
- DANGEARD, P. A. (1906), La fécondation nucléaire chez les Mucorinées (*Comptes rendus de l'Ac. d. Sc.*, Paris, t. CXLII, 1906, p. 645-646).
- DAVIS, B. M. (1903), Oogenesis in *Saprolegnia* (*Botan. Gaz.*, vol. 35, 1903, p. 233-249 et 320-349).
- DAVIS, B. M. (1905), Studies in the plant cell. VII (*Americ. Naturalist*, vol 39, 1905, p. 555-599).
- DAY, D. F. (1896), Parthenogenesis in *Thalictrum Fendleri* (*Botan. Gaz.*, vol. 22, 1896, p. 241).
- DEBSKI, Br. (1897), Beobachtungen über Kernteilungen bei *Chara fragilis* (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 30, 1897, p. 227-248).
- DEBSKI, Br. (1898), Weitere Beobachtungen an *Chara fragilis* DESV. (*Ebenda*, Bd 32, 1898, p. 635-670).
- DELAGE, Y. (1899), Études sur la mérogonie (*Arch. de Zool. expériment. et gén.*, 3^e sér., t. VII, 1899, p. 383).
- DELAGE, Y. (1907-1908), Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale (*Arch. de Zool. expériment. et gén.*, 4^e sér., t. VII, 1907-1908).
- DELAGE, Y. (1908), La Parthénogénèse électrique (*Arch. de Zool. expériment. et gén.*, 1908).
- DIGBY, L. (1905), On the Cytology of Apogamy and Apospory. Preliminary Note on Apospory (*Proceed. of the Roy. Soc. London*, Ser. B, vol. 76, 1905, p. 463-467).
- DINGLER, H. (1906), Fakultative parthenogenetische Fortpflanzung bei *Rosa rubiginosa* (*Mitt. d. naturw. Vereins zu Aschaffenburg*, Bd 5, 1906, p. 39).
- DINGLER, H. (1907), Versuch einer Erklärung gewisser Erscheinungen in der Ausbildung und Verbreitung der wilden Rosen (*Ebenda*, Bd 6, 1907, p. 1-38).
- DODEL, A. (1876), *Ulothrix zonata*, ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 10, 1876, p. 417-550).
- DRUERY, Ch. T. (1901), A resume of fern phenomena discovered in the nineteenth century (*Gard. Chronicle*, 3^e ser., vol 29, 1901, p. 199-200).
- EICHLER, A. W. (1878), Blüthendiagramme, Bd 2. Leipzig, 1878.

- EISEN, G. (1896). Biological Studies on Figs, Caprifigs and Caprifigation (*Proceed. of the Californ. Acad. of Sciences*, Sec. ser., vol. 5, 1896, p. 897-1003).
- ENGLER, A. (1904). Syllabus der Pflanzenfamilien. 4. Aufl. Berlin, 1904.
- ERNST, A. (1886). A new case of parthenogenesis in the vegetable kingdom (*Nature*, vol. 34, 1886, p. 549-552).
- EWERT, R. (1906). Blütenbiologie und Tragbarkeit unserer Obstbäume (*Landw. Jahrb.*, Bd 35, 1906, p. 259-287).
- EWERT, R. (1907). Die Parthenokarpie oder Jungfernfruchtigkeit der Obstbäume und ihre Bedeutung für den Obstbau. Berlin, 1907.
- FAIRCHILD, D. G. (1897). Ueber Kerntheilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum* EIDAM (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 30, 1897, p. 285-296).
- FARMER, J. B., and DIGBY, L. (1907). Studies in Apospory and Apogamy in Ferns (*Ann. of Botany*, vol. 21, 1907, p. 161-199).
- FARMER, J. B., MOORE, T. E. S. and DIGBY, L. (1903). On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary note on Apogamy (*Proceed. of the Roy. Soc. London*, vol. 71, 1903, p. 453-457).
- FARLOW, W. G. (1874). An asexual Growth from the Prothallus of *Pteris cretica* (*Quart. Journ. of microsc. Science*, vol. 14, 1874, p. 266-271).
- FAULL (1905). Développement de l'asque et formation des spores chez les Ascomycètes (*Proc. Boston Soc. of Natural History*, 1905).
- FICK, R. (1907). Vererbungsfragen, Reduktions und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln (*Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd 16, 1907, p. 1-140).
- FISCHER, A. (1880). Zur Embryosackentwicklung einiger Angiospermen (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, Bd 14, 1880, p. 90-132).
- FISCHER, A. (1892). Phycomyces. Leipzig, 1892.
- FISCHER, L. (1879). Die Erscheinung der pflanzlichen Parthenogenesis (*Mitt. d. naturf. Gesellsch. Bern a. d. Jahr 1879*. Bern, 1880, *Sitzb.*, p. 4).
- FOCKE, W. O. (1881). Die Pflanzen-Mischlinge. Berlin, 1881.
- FOCKE, W. O. (1890). Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blütenpflanzen (*Abh. d. naturf. Ver. Bremen*, Bd 11, 1890, p. 412-422).
- FRANCÉ, R. (1894). Die Polytomeen, eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Studie (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 26, 1894, p. 295-378).
- FRASER, H. C. I. (1907). On the Sexuality and Development of the Ascocarp in *Lachnea Stercorea* (*Ann. of Botany*, vol. 21, 1907, p. 349-360).
- FRASER, H. C. I. (1908). Contributions to the Cytology of *Humaria rutilans* (*Ebenda*, vol. 22, 1908, p. 35-55).
- FRIES, R. E. (1911). Zur Kenntnis der Cytologie von *Hygrophorus conicus* (*Svensk. Bot. Tidskr.*, 1911).
- FÜNFSTÜCK, M. (1884). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen (*Jahrb. d. kgl. botan. Gartens u. botan. Museums zu Berlin*, Bd 3, 1884, p. 15-174).
- FURLANI, J. (1905). Zur Embryologie von *Colchicum autumnale* (*Oesterr. botan. Zeitschr.*, Bd 54, 1905, p. 318).
- GANONG, W. F. (1898). On polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris* (*Botan. Gaz.*, vol. 25, 1898, p. 221).
- GARD, M. (1903). Etudes anatomiques sur les vignes et leurs hydrides artificiels (*Act. Soc. Linn. Bordeaux*, Sér. 6, t. VIII, 1903, p. 185-319).
- GASPARINI, G. (1846). Notes sur l'origine de l'embryon dans les graines des plantes phanérogames (*Ann. d. Sc. nat.*, 3^e série, *Botan.*, t. V, 1846, p. 305-342).
- GATES, R. R. (1907). Hybridization and germ cells of *Oenothera mutans* (*Botan. Gaz.*, vol. 44, 1907, p. 1-21).
- GAERTNER, J. (1788). De fructibus et seminibus plantarum. Bd 1. Stuttgart, 1788.
- GAERTNER, C. F. (1844). Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommneren Gewächse. Stuttgart, 1844.
- GAERTNER, C. F. (1849). Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart, 1849.

- GIARD, A. (1899), Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires (*Cinquantenaire de la Soc. de Biol.*, vol. jubil. 1899, p. 654).
- GIARD, A. (1901), Pour l'histoire de la mérogonie (*C. R. Soc. de Biol.*, t. LIII, 1901, p. 875-877).
- GIARD, A. (1903), Les faux hydrides de MILLARDET et leur interprétation (*Ebenda*, t. LV, 1903, p. 779-782).
- GIARD, A. (1904), Tonogamie. La chose et le mot (*C. R. Soc. de Biol. Paris*, t. LVI, p. 479).
- GIARD, A. (1904), Sur la parthénogénèse artificielle par dessèchement physique (*C. R. Soc. de Biol. Paris*, t. LVI, p. 594).
- GIROU DE BUZAREINGUES (1828), La génération. Paris, in-8.
- GIROU DE BUZAREINGUES (1829), Expériences sur la génération des plantes (*Ann. Sc. nat. bot.*, 1^{re} sér., t. XVI, p. 140-143).
- GIROU DE BUZAREINGUES (1830), Expériences sur la génération des plantes (*Ann. Sc. nat. bot.*, 1^{re} sér., t. XIX, p. 297-305).
- GIROU DE BUZAREINGUES (1833), Expériences sur la génération des plantes (*Ann. Sc. nat. bot.*, 1^{re} sér., t. XXX, p. 398-410).
- GÖBEL (1878), Zur Kenntniss einiger Meeresalgen (*Botan. Zeitung*, Bd 36, nos 13 et 15, 1878).
- GÖBEL, K. (1879), Ueber Sprossbildung auf Isoetesblättern (*Botan. Zeitung*, Bd 37, 1879, p. 1-6).
- GÖBEL, K. (1904), Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien (*Biol. Centralblatt*, Bd 24, 1904, p. 673).
- GÖBEL, K. (1907), Experimentell-morphologische Mitteilungen (*Sitzungsber. d. bay. Akad. d. Wiss. zu München, math.-phys.*, Kl., Bd 37, 1907, p. 119-138).
- GODLEWSKI, E. (1906), Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoiden-Familie (*Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen*, Bd 20, 1906, p. 574-643).
- GÖTZ, G. (1899), Ueber die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen (*Botan. Zeitung*, Bd 57, 1899, 1. Abt., p. 1-13).
- GREENE, E. L. (1898), Parthenogenesis in common plants (*The plant World*, Bd 1, 1898, p. 102-103).
- GUÉRIN, P. (1904), Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. Thèse d'agrég. Paris, 1904.
- GUIGNARD, L. (1881), Recherches anatomiques et physiologiques sur l'embryogénie des Légumineuses (*Ann. Sc. nat. bot.*, 6^e sér., t. XII, p. 5-166, pl. 1-8, 1881).
- GUIGNARD, L. (1886), Sur les organes reproducteurs des hybrides végétaux (*C. R. Acad. Sc.*, 26 oct. 1886).
- GUIGNARD, L. (1887), Observations sur les causes de stérilité des hybrides (*Bull. Soc. de Bot. de Lyon*, 1887).
- GUIGNARD, L. (1891), Nouvelles études sur la fécondation (*Ann. Sc. nat. bot.*, 7^e sér., t. XIV, 1891).
- GUIGNARD, L. (1899), Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXVIII, p. 864-876).
- GUIGNARD, L. (1899), Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major* (*Arch. d'Anat. microsc.*, t. II, fasc. 4, p. 455-509, pl. 19-20, 1899).
- GUIGNARD, L. (1900), L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes (*Ann. Sc. nat. bot.*, 8^e sér., t. XI, p. 365-387).
- GUIGNARD, L. (1900), Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les Phanérogames angiospermes (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXI, p. 153-160, 1900).
- GUILLERMOND (1909), Rech. cytol. et taxon. sur les Endomycétacées (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXI, 1909).
- GUILLERMOND (1910), Sur un curieux exemple de parthénogénèse observé dans une levure (*C. R. Soc. Biol. de Paris*, 1910).

- GUILLERMOND (1912), Nouvelles observations sur la sexualité des levures (*Arch. f. Protist.*, 1912).
- GUILLERMOND, (1913), Les Progrès de la cytologie des Champignons (*Progr. rei bot.*, t. IV, p. 389, 1913).
- HANDEL-MAZETTI, H. VON (1907), Monographie der Gattung *Taraxacum*. Leipzig u. Wien, 1907.
- HARPER, R. A. (1895), Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei* (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 13, 1895, p. 475).
- HARPER, R. A. (1900), Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp (*Ann. of Botany*, vol. 14, 1900, p. 321-400).
- HEGELMAIER, F. (1897), Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. (*Botan. Zeitung*, Bd 55, 1897, 1. Abt., p. 133-140).
- HEGELMAIER, F. (1901), Ueber einen neuen Fall von habitueller Polyembryonie (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 19, 1901, p. 488-499).
- HEGELMAIER, F. (1903), Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* Jacqu. (*Ebenda*, Bd 21, 1903, p. 6-19).
- HEGELMAIER, F. (1906), Alchemillen des schwäbischen Jura (*Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg*, Bd 62, 1906, p. 1-12).
- HERTWIG, O. u. R. (1887), Experimentelle Studien am thierischen Ei (*Ien. Zeitschr. f. Naturwiss.*, Bd 20, 1887, p. 120 et 477).
- HEWAT, C. G. (1906), Cytological aspects of parthenogenesis in insects (*Mem. of Manchester Lit. a. Phil. Soc.*, vol. 50, 1906).
- HEYER, F. (1883), Untersuchungen über das Verhältnis der Geschlechter bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen (*Diss. Halle*, 1883).
- HOFFMANN, A. W. H., (1911) Zur Entwicklungsgeschichte von *Endophyllum Semperi* (*Centr. f. Bakter.*, Bd 32, 1911).
- HURST, C. C. (1899), Experiments on hybridisation and Cross-Breeding (*Gard. Chronicle*, 3^e série, vol. 26, 1899, p. 55).
- HURST, C. C. (1903), Recent Experiments in the Hybridisation of Orchids (*Ebenda*, vol. 34, 1903, p. 226).
- IKENO (1903), Ueber die Sporen- und syst. Stell. von *Monascus purpureus*. (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.* Bd 21, 1903).
- JAENSCH, O (1905), Beitrag zur Embryologie von *Ardisia crispa* A. DC. (*Diss. Breslau*, 1905).
- JEFFREY, E. C. (1896), The gametophyte of *Botrychium virginianum* (*Transact. of the Canad. Inst.*, 1898, p. 369-372).
- JOHANNSEN, W. (1903), Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Iena.
- JUEL (1897), *Muciporus* und die Familie der Tremellaceae (*Bihang till Svenska Vet.-Akad. Handl.*, Bd 23, 1897).
- JUEL (1898), Die Kernteilung in den Basidiomyceten und die Phylogenie der Basidiomyceten (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 32, 1898).
- JUEL, O. (1898), Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* (L.) R. Br. (*Botan. Centralbl.*, Bd 74, 1898, p. 369-372).
- JUEL, O. (1900), Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria* (*Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl.* Bd 33, n^o 5, 1900).
- JUEL (1901-1902), *Taphridium*, eine neue Gattung der Protomycetaceen (*Bihang till kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, Bd 27, 1901-1902).
- JUEL, O. (1902), Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus* (*Flora*, Bd 91, 1902, p. 47-55).
- JUEL, O. (1903), Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium* (*Botan. Centralbl.*, Beihefte, Bd 13, 1903, p. 194-202).
- JUEL, O. (1904), Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. V. M. (*Archiv. f. Bot.*, Bd 2, n^o 4, 1904).
- JUEL, O. (1905), Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichoriaceen (*Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, Bd. 39, 1905, n^o 4).
- KARSTEN (1860), De la vie sexuelle des plantes et de la parthénogénèse (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 4^e sér., t. XIII, p. 252).
- KARSTEN, G. (1900), Die Auxosporenbildung bei den Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura* (*Flora*, Bd 87, 1900, p. 253-283).

- KERNER, A. (1876), Parthenogenesis bei einer angiospermen Pflanze (*Sitzungsber. d. math.-nat. Klasse d. Akad. d. Wissensch. zu Wien*, 1. Abt., Bd 74, 1876, p. 469).
- KERNER, A. (1896), Pflanzenleben. 2. Aufl. 2 Bde. Leipzig, 1896.
- KING, G. (1887), On the fertilization of *Ficus hispida*: a problem in vegetable physiology (*Scientif. Memoirs by medic. officers of the army of India*, 1887).
- KIRCHNER, O. (1904, a) *Taxus baccata*. In KIRCHNER, LÖW und SCHRÖTER, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd 1, Lief. 1. Stuttgart, 1904.
- KIRCHNER, O. (1904, b) Parthenogenesis bei Blütenpflanzen (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 22, 1904, p. 83 et 97).
- KIRCHNER, O. (1905), Parthenogenesis bei Blütenpflanzen (*Jahresb. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg*, Bd 61, 1905, p. LIII-LIV).
- KLEBS, G. (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Iena, 1896.
- KLEBS, G. (1899), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta* DE BARY (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 33, 1899, p 513-593).
- KOSTANECKI, K. (1904), Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Macra* (*Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd 64, 1904).
- KRÜGER, W. (1908), Ueber ungeschlechtliche Fortpflanzung und das Entstehen weiblicher Individuen durch Samen ohne Befruchtung bei *Mercurialis annua* und anderen dioicischen Pflanzen (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 26, p. 333-342).
- KUCKUCK, M. (1907), Es gibt keine Parthenogenesis. Allgemein verständliche wissenschaftliche Beweisführung. Herausgegeben von F. DICKEL. Leipzig, 1907.
- KUYPER (1905), Die Perithezien-Entwicklung von *Monascus purpureus* et *M. Barkeri* (*Ann. mycol.* 1905).
- LANG, W. H. (1901), On Apospory in *Anthoceros laevis* (*Ann. of. Botany*, vol. 15, 1901, p. 503-510).
- LEAVITT, R. G. and SPALDING, L. J. (1905), Parthenogenesis in *Antennaria Rhodora*. Vol. 7, 1905.
- LECOQ (1827), Recherches sur la reproduction des végétaux. Clermont (d'après DE CANDOLLE A., *Introduction à la Botanique*, t. I, p. 549).
- LIDFORSS, B. (1905), Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus* (*Ark. f. Botan.*, Bd 4, 1905, n° 6).
- LIDFORSS, B. (1907), Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. II (*Ebenda*, Bd 6, 1907, n° 16).
- LIMPRICHT, G. (1890), Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. Bd 1, 1890.
- LINNÉ, *Amœn. Acad.*, X, p. 116.
- LÖB (1903), Ueber die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen (*Pflügers Archiv.*, Bd 99, 1903).
- LÖB (1904), Further experiments on the Fertilisation, etc. (*Univ. of California Publications Physiology*, vol. I, 1904).
- LÖB, J. (1906), La dynamique des phénomènes de la vie. Traduction française de DAUDIN et SCHÆFFER. Paris, 1908.
- LÖB, J. (1906), Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig, 1906.
- LÖB, J. (1911), La fécondation chimique. Trad. franç. par Mlle Anna Drzewina (*Mercure de France*, Paris, 1911).
- LÖW, E. (1894), Blütenbiologische Floristik. Stuttgart, 1894.
- LOMBARD-DUMAS (1904), Variations sexuelles de *Aucuba japonica* (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. LI, 1904, p. 210-213).
- LONGO, B. (1905), Acrogamia aporogama nel Fico domestico (*Ficus carica* L.). Nota prel. (*Ann. di Botanica*, vol. III, 1905, p. 14-17).
- LOTSY, J. P. (1899), *Balanophora globosa* JUNGH, eine wenigstens örtlich

- verwiltwete Pflanze (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, Bd 16, 1899, p. 174-186).
- LOTSY, J. P. (1901), *Rhopalocnemis phalloides* JUNGH., a morphological-systematical study (*Ebenda*, Bd 17, 1901, p. 73-101).
- LOTSY, J. P. (1903), Parthenogenesis bei *Gnetum Ula* BROGN. (*Flora*, Bd 92, 1903, p. 397-404).
- LOTSY, J. P. (1905), Die X-Generation und die 2 X-Generation (*Biol. Centralbl.*, Bd 25, 1905, p. 97-117).
- LOTSY, J. P. (1907), Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd 1. Algen und Pilze. Iena, 1907.
- MAC CALLUM, W. B. (1905), Regeneration in plants (*Botan. Gaz.*, vol. 40, 1905, p. 97-120, 241-263).
- MAC CUBBIN (1910), Development of the Helvellinae : *Helvella elastica* (*Botan. Gaz.*, vol. 49, 1910).
- MAIRE (1902), Rech. cyt. sur les Basidiomycètes (*Bull. Soc. myc. de France*, 1902).
- MAIRE (1910), Les Urédinées (*Progressus rei Botanicae*, 1910).
- MAIRE (1912), *Mycologisches Centralblatt*, Bd 1, 1912, p. 214.
- MARCHAL, El. et Em. (1907), Aposporie et sexualité chez les mousses (*Bull. de la classe des sciences de l'Acad. roy. de Belgique*, 1907, p. 765-789).
- MARTI (DE), (1791) Experimentos sobre los y fecondacion de los plantas. Barcelona, 1791 (d'après DE CANDOLLE A., *Introduction à la Botanique*, t. I, p. 548).
- MASSART, J. (1902), Sur la pollinisation sans fécondation (*Bull. du Jard. bot. de l'État*, à Bruxelles, vol. 1, 1902, fasc. 3).
- MASSART, J. (1905), Origine polyphylétique des modes d'alimentation de la sexualité et de la mortalité chez les organismes inférieurs (*Bull. du Jard. bot. de l'État*, à Bruxelles, vol. I, fasc. 6).
- MEEHAN, Th. (1899), Contributions to the life-history of plants. N° XIII. 7. Parthenogenesis (*Proceed. of the Acad. of natur. Sciences of Philadelphia*, 1899, p. 97-99).
- MEVES, F. (1907), Die Spermatocyteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica*), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion (*Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd 70, 1907, p. 414-491).
- MEYER (1902), Die Plasmatenbindung, die Fusionen der Pilze der Floriden (*Botan. Zeitung*, 1902).
- MIGULA, W. (1894), Die Characeen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. Leipzig, 1897.
- MILLARDET, A. (1894), Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation (*Mém. de la Soc. des Sc. phys. et nat. de Bordeaux*, 4^e série, t. IV, 1894, p. 347-372).
- MILLARDET, A. (1901), Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées (*Revue de Viticulture*, t. XVI, 1901, p. 677-680).
- MÖLLER, A. (1887), Ueber die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen (*Unters. d. deutsch. botan. Inst. d. kgl. Akad. zu Münster i. W.*, 1887, p. 52).
- MÖLLER, A. (1888), Ueber die sogenannten Spermatien der Ascomyceten (*Botan. Zeitung*, Bd 46, 1888, p. 421-425).
- MOREAU, M^{me} (1911), Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée (*Bull. Soc. myc. de France*, 1911).
- MORI, A. (1880), Circa la partenogenesi della *Datisca cannabina* (*Nuovo Giorn. bot. ital.*, t. 12, 1880, p. 371).
- MÜLLER-THURGAU, H. (1903), Die Folgen der Bestäubung bei Obst- und Rebblüthen. VIII (*Bericht d. Zürcher botan. Gesellsch.*, 1901-1903, p. 45-63).
- MURBECK, Sv. (1897), Om vegetativ embryobildning hos flertalet Alchemillar och den förklaring öfver formbeständigheten inom släktet, som deusamma innebär (*Botan. Notiser*, 1897).
- MURBECK, Sv. (1901), Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla* (*Lunds Univ. Arsskrift*, Bd 36, Afd. 2, n° 7, 1901).
- MURBECK, Sv. (1902), Ueber Anomalien im Baue des Nucellus und des Em-

- bryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla* (*Ebenda*, Bd 38, Afd. 2, n° 2, 1902).
- MURBECK, Sv. (1904), Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium* (*Botan. Notiser*, 1904).
- NATHANSOHN, A. (1900), Ueber Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 18, 1900, p. 99-109).
- NATHORST, A. G. (1900), Parthenogenesis hos fanerogama växter. Stockholm, 1900, p. 99-109.
- NAUDIN, C. (1856), Observations relatives à la formation des graines sans le secours du pollen (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. XLIII, n° 10).
- NELSON, E. (1902), Notes on certain species of *Antennaria* (*Botan. Gaz.*, vol. 43, 1902, p. 114-124.)
- NEMEC, B. (1902-1903), Ueber ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. I. II. III. (*Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.*, 1902, N° 59 1903, N° 27 und N° 42.)
- NOLL, F. (1902), Ueber Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenocarpie) bei der Gurke (*Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur. u. Heilk. zu Bonn*, 1902, S. A.).
- ODELL, Parthenogenesis in *Datisca cannabina* (*Gard. Chronicle*, 3^e sér., vol. 36, 1904, p. 134).
- OLIVE (1905), The morph. of *Monascus purpureus* (*Botan. Gaz.*, 1905).
- OLIVE (1906), Cytological studies on the Entomophthoræ. I. The morphology and development of *Empusa* (*Botan. Gaz.*, vol. 41, 1906, p. 192-208).
- OLTMANN, F. (1899), Ueber die Sexualität der Ectocarpeen (*Flora*, Bd 86, 1899, p. 86-99).
- OLTMANN, F. (1904), Morphologie und Biologie der Algen, Bd 1. Spezieller Teil. Iena, 1904).
- OLTMANN, F. (1905), Morphologie und Biologie der Algen, Bd 2. Allgemeiner Teil. Iena, 1905.
- OSTENFELD, C. H. (1904), Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium* (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 22, 1904, p. 376-381).
- OSTENFELD, C. H. (1904), Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung *Hieracium* (*Ebenda*, p. 537-541).
- OSTENFELD, C. H. (1906), Castration and Hybridisation Experiments with some Species of *Hieracia* (*Botan. Tidsskr.*, vol. 27, 1906, p. 225-248).
- OVERTON, J. B. (1902), Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens* (*Botan. Gaz.*, vol. 33, 1902, p. 363-375).
- OVERTON, J. B. (1904), Ueber Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens* (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 22, 1904, p. 274-283).
- OVERTON, J. B. (1906), The morphology of the ascocarp and spore-formation in the many-spored asci of *Thecotheus Pelletieri* Cr. (*Botan. Gaz.*, vol. 42, 1906, p. 450-492).
- OVERTON, J. B. (1913), Reprinted from « Science », vol. XXXVII, n° 961, p. 841-844, 30 mai 1913.
- PÉCHOUTRE, F. (1902), Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées (*Ann. d. Sc. nat. bot.*, 10^e sér., t. XVI, 1902, p. 1-158).
- PÉCHOUTRE, F. (1912), Les principes de l'hérédité mendélienne et leurs fondements cytologiques (*Rev. gén. des Sciences*, t. XXIII, p. 613, 1912).
- PERROT (1897), Kernfrage und Sexualität bei den Basidiomyceten. Stuttgart, 1897.
- PETRUNKEWITSCH, A. (1901), Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienen (Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd 14, 1901).
- PFEFFER, W. (1897), Pflanzenphysiologie, Bd 1. Leipzig, 1897.
- PHILIPS, E. F. (1903), A review of parthenogenesis (*Proceed. of the americ. philos. Soc. Philadelphia*, vol. 42, 1903, p. 275-345).
- PIROTTA, R., e LONGO, B. (1901), Osservazioni à ricerche sul *Cynomorium coccineum* (*Rendic. Acad. dei Lincei*, Nuova serie, vol. 9, 1900, p. 150-152).

- POIRAULT et RACIBORSKI (1895), Sur les noyaux des Urédinées (*Journ. de Bot. Morot*, t. IX, 1895).
- POPTA (Mlle) (1899), Beitr. zur Kenntnis der Hemiasci (*Flora*, 1899).
- POULSEN, A. (1906), *Sciaphila nana* Bl. Ein Beitrag zur Fruchtknotenbildung bei den Truirdaceen (*Wissensch. Mitteil. d. naturgesch. Vereins in Kopenhagen*, 1906).
- PRINGSHEIM, N. (1874), Weitere Nachträge zur Morphologie und Systematik der Saprolegnien (*Jahrb. f. wissenschaft. Botanik*, Bd 9, 1873-1874, p. 191-234).
- PRINGSHEIM, N. (1878), Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten (*Ebenda*, Bd 11, 1878, p. 1-46).
- RACIBORSKI, M. (1896), Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum* (*Flora*, Bd 82, 1896, p. 107-132).
- RADLKOFER (1857), Sur la véritable parthénogénèse dans les plantes (*Ann. Sc. nat. bot.*, 4^e sér., t. VII, p. 247-252).
- RAMLOW, G. (1906), Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelebolus stercoreus* Tode (*Botan. Zeitung*, Bd 64, 1906, 1. Abt, p. 85-99).
- RAUNKIAER, C. (1903), Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebotte (*Botan. Tidsskr.*, Bd 25, 1903, p. 109-140).
- RAUNKIAER, C. og OSTENFELD, C. H. (1903), Kastreringsforsøg med *Hieracium* og andre Cichorieæ (*Ebenda*, p. 409-413).
- REGEL, E. (1859), Die Parthenogenesis im Pflanzenreiche (*Mém. de l'Acad. impér. des Sciences de Saint-Petersbourg*, 7^e sér., Bd 1, 1859, Heft 2, p. 1-48).
- REINKE, J. (1899), Algenflora der Westlichen Ostsee deutschen Antheils (*Sechster Bericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere*, 1899).
- REINKE, J. (1889), Atlas deutscher Meeresalgen (*Kommission zur wissenschaftlichen...*, 1889).
- RIDDLE, L. W. (1906), Contributions to the cytology of the Entomophthoraceæ (*P. N. Rhodora*, vol. 8, 1906, p. 67-68).
- RIDDLE, L. W. (1906), On the cytology of the Entomophthoraceæ (*Proceed. of the americ. Acad. of Arts and Science*, vol. 42, 1906, p. 177-197).
- RITZEROW, H. (1907), Ueber Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten (*Flora*, Bd 98, 1907, p. 163-212).
- ROSENBERG, O. (1906), Ueber die Embryobildung in der Gattung *Hieracium* (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 24, 1906, p. 157-161).
- ROSENBERG, O. (1907), Cytological Studies on the Apogamy in *Hieracium* (*Botan. Tidsskr.*, Bd 28, 1907, p. 143-170).
- ROSENVINGE, K. (1883), Om *Spirogyra groenlandica* og dens Parthenosporedannelse (*Ofversigt af kgl. Vet.-Akad. Förhandl.*, 1883, n^o 8, p. 37-43).
- ROTH, F. (1907), Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex* (*Diss. Bonn*, 1907).
- RUHLAND, W. (1900), Fortpflanzungsverhältnisse und Entwicklungsgang der Musci (In ENGLER-PRANTL's *Pflanzenfamilien*, 1. Teil, 3. Abt.).
- RUHLAND (1901), Zur Kenntnis der intracellularen Karyogamie bei Basidiomyceten (*Botan. Zeitung*, 1901).
- SADEBECK, R. (1898), Pteridophyta (In ENGLER-PRANTL's *Pflanzenfamilien*, 1. Teil, 4. Abt., 1898-1902).
- SAPPIN-TROUFFY (1896), Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. Thèse de doct. ès sciences. Paris, 1896.
- SAUVAGEAU (1896 a), Observations relatives à la sexualité des Phéosporées (*Journ. de Bot. Morot*, t. X, p. 361, 1896).
- SAUVAGEAU (1896 b), Remarques sur la reproduction des Phéosporées et en particulier des *Ectocarpus* (*Ann. Sc. nat. bot.*, 8^e sér., t. II, p. 250, 1896).
- SAUVAGEAU (1899), Les Cutlériées et leur alternance de génération (*Ann. Sc. nat. bot.*, 8^e sér., t. X, 1899).
- SCHMIDT, H. (1907), Ueber die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von *Euphorbia* L. und *Diplocyathium* n. g. (*Botan. Centralbl.*, Beihefte, Bd 22, 1. Abt., 1907, p. 21-69).

- SCHNEGG, H. (1902), Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera* (*Flora*, Bd 90, 1902, p. 161-208).
- SCHRÖDER, Chr. (1901), Blütenökologische Untersuchungen an der Erbse (*Pisum sativum* L.) und der Bohne (*Phaseolus vulgaris* L.) (*Allg. Zeitschr. f. Entom.*, Bd 6, 1901, p. 1-3).
- SCHAW, W. R. (1897), Parthenogenesis in *Marsilia* (*Botan. Gaz.*, vol. 24, 1897, p. 114).
- SHIBATA, K. (1902), Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa* V. M. (*Biol. Centralbl.*, Bd 22, 1902, p. 705-714).
- SIEBOLD, Th. von (1856), Die wahre Parthenogenesis bei den Schmetterlingen und Bienen. 1856.
- SMITH, J. (1841), Notice of a Plant which produces Seeds without any apparent Action of Pollen (*Transact. of the Linn. Soc. London*, vol. 18, 1841, p. 509-511).
- SOLACOLU, Th. (1905), Sur les fruits parthénocarpiques (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXI, 1905, p. 897-898).
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu (1882), Die Herkunft, Domestication und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums (*Ficus Carica* L.) (*Abh. d. kgl. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen*, Bd 28, 1882).
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu (1885), Die Geschlechter Differenzierung bei den Feigenbäumen (*Botan. Zeitung*, Bd 43, p. 513, 529, 545, 561).
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu (1907), Ueber unsere Erdbeeren und ihre Geschichte (*Botan. Zeitung*, Bd 65, 1. Abt., 1907, p. 45-76).
- SPALLANZANI (1785), Expériences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes. Genève.
- STAHL, E. (1876), Ueber künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporangium der Laubmoose (*Botan. Zeitung*, Bd 34, 1876, p. 689-695).
- STARSBURGER, E. (1877), Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Leipzig, 1877.
- STRASBURGER, E. (1878), Ueber Polyembryonie (*Ien. Zeitschr. f. Naturwiss.*, Bd 12, 1878, p. 647-670).
- STRASBURGER, E. (1894), Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen (*Biol. Centralbl.*, Bd 14, 1894, p. 817).
- STRASBURGER, E. (1904), Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 41, 1905, p. 88-164).
- STRASBURGER, E. (1905), Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Iena, 1905.
- STRASBURGER, E. (1906), Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen (*Botan. Zeitung*, Bd 64, 2. Abt., 1906, p. 1-7).
- STRASBURGER, E. (1907), Apogamie bei *Marsilia* (*Flora*, Bd 97, 1907, p. 123-191).
- STRASBURGER (1908), Einiges über Characeen und Anitose (*Wiesner-Festschrift*, Wien, p. 24-27, 1908).
- STRASBURGER, E. (1909), Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung, p. 80. Iena, 1909.
- TASCHENBERG, O. (1892), Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis (*Abhandl. d. naturf. Gesellsch. Halle*, Bd 17, 1892).
- THURET, G. (1854), Recherches sur la fécondation des Fucacées (*Ann. Sc. nat. bot.*, 4^e sér., t. II, p. 204-205, 1854).
- THURET, G. (1855), Recherches sur la fécondation des Fucacées (*Ann. Sc. nat. bot.*, 4^e sér., t. III, p. 6, 7, 11, 1855).
- TISCHLER, G. (1903), Ueber Embryosack-Okliterationen bei Bastardpflanzen (*Botan. Centralbl.*, Beihefte, Bd 15, 1903, p. 408-420).
- TISCHLER, G. (1906), Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 42, 1906, p. 545-578).
- TISCHLER, G. (1907), Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen V. M. (*Ber. d. deutsch botan. Gesellsch.*, Bd 25, 1907, p. 376-383).

- TISCHLER, G. (1908), Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen (*Arch. f. Zellforsch.*, Bd 1, 1908, p. 33-151).
- TRETJAKOW, S. (1895), Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 13, 1895, p. 13-17).
- TREUB, M. (1883), Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. III et IV (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, t. III, 1883, p. 120-128).
- TREUB, M. (1898), L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* (*Ebenda*, t. XV, 1898, p. 1-22).
- TREUB, M. (1902), L'organe femelle et l'embryogénèse dans le *Ficus hirta* VAHL (*Ebenda*, 2^e série, t. III, 1902, p. 124-157).
- TREUB, M. (1905), L'apogamie de l'*Elatostema acuminatum* BRONGN. (*Ebenda*, 2^e sér., t. V, 1905, p. 141-152).
- TRÖNDLE, A. (1907), Ueber die Kopulation und Keimung von *Spirogyra* (*Botan. Zeitung*, Bd 65, 1907, 1. Abt., p. 187-216).
- TROW, A. H. (1904), On Fertilization in Saprolegniaceae (*Ann. of Botany*, vol. 18, 1904, p. 541-570).
- UXHÜLL-GYLLENBRAND, VON (1908), Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechter-Verteilung bei den Compositen (*Bibl. Botanica*, Heft 52).
- USTERI, A. (1906), Parthenocarpia do *Cycas revoluta* L. (*Rev. Soc. Sc. de Sao Paulo*, p. 177-179, 1906; réf. in *Just's Jahresber.*, Bd 34, p. 75).
- USTERI, A. (1907), Studien über *Carica Papaya* L. (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 25, 1907, p. 485-495).
- VALLORY (1911), Sur la formation du périthèce dans la *Chaetomium kunzeanum* (C. R. Acad. Sc., t. CLIII, 1911).
- VAN LEEUWEN-REIJNVAAN (J. et W.) (1907), *Rec. d. trav. bot. néerlandais*, t. IV, 1907.
- VAN TIEGHEM (1875), Nouvelles recherches sur les Mucorinées (*Ann. Sc. nat. bot.*, 6^e sér., t. I, p. 72, 73, 90, 1875).
- VAN TIEGHEM, Ph. (1896), Sur l'organisation florale des Balanophoracées (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. XLIII, 1896, p. 295-309).
- VAN TIEGHEM (1896), Sur quelques exemples nouveaux de basigamie et sur un cas d'homœogamie (*Journ. de Bot.*, t. X, p. 245-250, 1896).
- VRIES, H. DE (1889), Intracellulare Pangenesis. Iena.
- VRIES, H. DE (1901), Die Mutationstheorie. Bd 1. Leipzig, 1901.
- VRIES, H. DE (1903), Die Mutationstheorie. Bd 2. Leipzig, 1903.
- VRIES, H. DE (1903), Befruchtung und Bastardierung. Leipzig, 1903.
- VUILLEMIN, P. (1900), Développement des azygospores d'*Entomophthora* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXXX, 1900, p. 522-524).
- VUILLEMIN, P. (1908), Les bases actuelles de la systématique en mycologie (*Progr. rei botan.*, t. II, 1908, p. 1-170).
- WAGER (1899), The Sexuality of the Fungi (*Ann. of Bot.*, vol. XIII, 1899).
- WARBURG, O. (1900), Pandanaceae (*Engler's Pflanzenreich*, IV, 9. Leipzig, 1900).
- WENT, F. A. F. C. (1899), Les modes de reproduction du *Codium tomentosum* (*Nederl. kruidk. Arch.*, 1899, 5. Deel).
- WENT, F. and BLAAUW, A. H. (1905), A case of apogamy with *Dasyllirion acrotrichum* Zucc. (*Rec. d. trav. bot. néerlandais*, 1905, N° 3, p. 12).
- WETTSTEIN R. VON (1903), *Handbuch der systematischen Botan.*, Bd 1. Leipzig u. Wien, 1903.
- WETTSTEIN R. VON (1907), *Handbuch der systematischen Botan.*, Bd 2, 2. Teil, 1. Hälfte. Leipzig u. Wien, 1907.
- WILLIAMS, J. H. (1904), Studies in the Dictyotaceae. I. The cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore (*Ann. of Botany*, vol. 18, 1904, p. 141-160).
- WINGE (1911), Encore le *Sphærotheca Castagnei* (*Bull. Soc. myc. de France*, 1911).
- WINKLER, Hans (1901), Ueber Merogonie und Befruchtung (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd 36, 1901, p. 753-775).
- WINKLER, Hans (1904), Ueber Parthenogenesis bei *Wikstrœmia indica* (L.), C. A. MEY (*Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd 22, 1904, p. 573-580).

- WINKLER, Hans (1906), Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. 7. Ueber Parthenogenesis bei *Wikstrœmia indica* (L.), C. A. MEY (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, 2^e série, t. V, 1906, p. 208-276).
- WINKLER, H. (1908). Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Iena, 1908 (*Progr. rei botan.*, t. II, p. 293-454).
(Monographie importante sur l'apogamie, la parthénogénèse et la parthénocarpie dans le règne végétal.)
- WORONIN, H. (1907), Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen (*Flora*, Bd 98, 1907, p. 101-162).
- WYDLER, H. (1878), Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände (*Jahrb. f. wissensch. Botan.*, Bd 11, 1878, p. 312-379).
- YAMANOUCHI, Sh. (1907), Apogamy in *Nephrodium* (*Botan. Gaz.*, vol. 44, 1907, p. 142-146).
- ZAHN, H. (1904), Bemerkungen über C. H. OSTENFELD's Artikel: Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium* (*Allg. bot. Zeitschr.*, Bd 10, 1904, p. 170-172).
- ZINGER, N. (1898), Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei Cannabineen (*Flora*, Bd 85, 1898, p. 189-253).
-

TABLE ALPHABÉTIQUE

	Pages		Pages
<i>Achlya debaryana</i>	59	Conifères	74
<i>Achlya racemosa</i>	58	Cornacées	92
<i>Alchemilla</i> 22.	41	<i>Cosmarium</i>	36
<i>Allium odorum</i>	46	<i>Cucumis</i>	94
Amaryllidées	77	Cucurbitacées	93
<i>Amblystegium</i>	73	Cutlériées	51
Ampélidées	88	Cycadées	74
Anacardiacées	87	<i>Cycas revoluta</i>	74
<i>Antennaria</i>	25	<i>Cylindrocapsa</i>	49
<i>Anthoceros lævis</i>	72	<i>Cynomorium</i>	43
<i>Aphanochaete repens</i>	49		
Aracées	76	<i>Dasyllirion acrotrichum</i>	76
<i>Ardisia</i>	93	<i>Datisca</i>	86
Asclépiadées	93	Datiscacées	86
<i>Ascodesmis</i>	62	Diatomées	49
Ascomycètes inférieurs	65	<i>Dicranoweisia</i>	73
Ascomycètes supérieurs	60	<i>Dictyota</i>	53
<i>Aspicarpa</i>	87	Dictyotées	52
<i>Athyrium Filix-fœmina</i>	16	<i>Disciphania</i>	86
<i>Aucuba</i>	92	<i>Draparnaudia</i>	49
<i>Balanophora</i>	41	<i>Ectocarpus</i> 50,	51
<i>Barbula</i>	73	<i>Elatostema</i>	83
<i>Bartramia</i>	73	<i>Endomyces</i>	65
<i>Basidiobolus ranarum</i>	60	Endomycétacées	65
Basidiomycètes	68	Endophyllées	71
<i>Bilbergia</i>	77	<i>Erysiphe</i>	62
<i>Brachythecium</i>	73	<i>Euphorbia</i>	85
Broméliacées	77	Euphorbiacées	84
<i>Bryonia</i>	93		
<i>Bryum</i>	73	<i>Ficus</i>	80
		<i>Fragaria</i>	89
<i>Cannabis</i>	79	Fucacées	53
<i>Carica</i>	92	<i>Fuchsia</i>	91
<i>Ceratodon</i>	73	<i>Fucus</i>	53
<i>Chara crinita</i>	54	<i>Funaria</i>	73
Chénopodiacées	86		
<i>Chlamydomonas</i>	48	<i>Giraudya</i>	50
<i>Closterium</i>	36	Guétacées	75

	Pages		Pages
<i>Gnetum ula</i>	75	<i>Pisum</i>	89
<i>Godfrinia</i>	68	<i>Plagiothecium</i>	73
<i>Gonatonema</i>	34	<i>Pohlia</i>	73
<i>Gunnera</i>	91	Polygonacées	86
		<i>Polystigma rubrum</i>	63
<i>Haliseris</i>	53	<i>Polytoma</i>	48
Haloragacées	91	<i>Protosiphon botryoides</i>	48
<i>Helosis</i>	43	<i>Pteris cretica</i>	73
Hémiacées	68	<i>Pustularia vesiculosa</i>	64
Hépatiques	71	Pyrolacées	92
<i>Hieracium</i>	28	<i>Pyronema confluens</i>	60, 61
<i>Hippeastrum</i>	77		
<i>Humaria granulata</i>	65	<i>Rhopalocnemis phalloides</i>	43
<i>Humaria rutilans</i>	64	<i>Ricinus</i>	84
<i>Humulus</i>	80	<i>Rosa</i>	89
<i>Hygrophorus</i>	68	Rosacées	89
<i>Hymenocallis</i>	77	<i>Rubus</i>	90
<i>Hypnum</i>	73	<i>Rumex</i>	86
<i>Lachnea stercorea</i>	64	Saccharomycétacées	67
<i>Lastrea pseudo-mas</i>	38, 44	<i>Saprolegnia mixta</i>	58
Légumineuses	89	<i>Saprolegnia monilifera</i>	58
Liliacées	76	Saprolégniées	58
<i>Lilium</i>	76	<i>Sciaphila</i>	76
		<i>Scolopendrium vulgare</i>	17
Malpighiacées	87	<i>Scytosiphon</i>	50
<i>Marchantia</i>	71	<i>Sphaerotheca castagnei</i>	62
<i>Marsilia</i>	17	<i>Spinellus</i>	56
Ménispermacées	86	<i>Spirogyra</i>	34, 35
<i>Mercurialis</i>	84	<i>Sporodinia</i>	56
<i>Mnium</i>	73		
<i>Monascus</i>	62	<i>Taraxacum</i>	27
<i>Monotropa</i>	92	<i>Taxus</i>	75
Mousses	73	<i>Thalictrum</i>	20
Mucorinées	55	<i>Thelebolus</i>	63
<i>Mucor racemosus</i>	57	Tiloptéridées	52
<i>Mucor tenuis</i>	57	Triuridacées	76
Myr sinacées	93		
		Urédinées	69
<i>Nephrodium molle</i>	45	Urticacées	79
Nymphéacées	87		
		<i>Vincetoxicum</i>	93
<i>Obione</i>	86	Violacées	87
<i>Oenothera</i>	90	<i>Vitis</i>	88
(Enothéracées	90		
Orchidées	77	<i>Wikstrœmia indica</i>	20
Pandanacées	75	<i>Zephyranthes</i>	77
Papayacées	92	<i>Zygnema</i>	34
<i>Pilularia</i>	74	<i>Zygopetalum</i>	78
<i>Pistacia</i>	87		

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.	1

CHAPITRE I

GÉNÉRALITÉS SUR LES DIVERS MODES DE REPRODUCTION ASEXUELLE CHEZ LES VÉGÉTAUX.	9
DIVERS MODES DE REPRODUCTION ASEXUELLE CHEZ LES VÉGÉTAUX. . .	12

CHAPITRE II

LA PARTHÉNOGÉNÈSE PROPREMENT DITE	14
LA PARTHÉNOGÉNÈSE SOMATIQUE.	14
<i>Thallophytes et Muscinées</i>	15
<i>Filicinées</i>	15
<i>Phanérogames</i>	19
LA PARTHÉNOGÉNÈSE GÉNÉRATIVE.	33
<i>Cryptogames vasculaires et Phanérogames</i>	33
<i>Algues</i>	34

CHAPITRE III

L'APOGAMIE.	37
L'APOGAMIE SOMATIQUE.	39
<i>Thallophytes, Muscinées, Fougères</i>	40
<i>Phanérogames</i>	41
L'APOGAMIE GÉNÉRATIVE.	44
<i>Muscinées, Fougères</i>	44

CHAPITRE IV

CAS DANS LESQUELS L'EXISTENCE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE ET DE L'APO- GAMIE A ÉTÉ SOUPÇONNÉE. — PLANTES RÉELLEMENT PARTHÉNOGÉ- NÉTIQUES OU APOGAMES, MAIS DONT LA MODALITÉ GÉNÉRATIVE OU SOMATIQUE EST INCONNUE OU INCERTAINE	47
<i>Algues</i>	47
<i>Characées</i>	54

	Pages
<i>Champignons</i>	55
<i>Oomycètes</i>	55
<i>Ascomycètes</i>	60
<i>Basidiomycètes</i>	68
<i>Muscinées</i>	71
<i>Filicinées</i>	73
<i>Gymnospermes</i>	74
<i>Angiospermes</i>	75
<i>Monocotylédones</i>	75
<i>Dicotylédones</i>	79

CHAPITRE V

LA MÉROGONIE ET LA PARTHÉNOCARPIE. LEURS RELATIONS AVEC LA PARTHÉNOGÉNÈSE.	95
LA MÉROGONIE.	95
LA PARTHÉNOCARPIE	96

CHAPITRE VI

L'ESSENCE DE L'APOGAMIE ET DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE	98
---	----

CHAPITRE VII

RELATIONS ENTRE L'APOMIXIE ET L'ALTERNANCE DE GÉNÉRATION. . .	102
RELATIONS ENTRE LA PARTHÉNOGÉNÈSE ET LE POLYMORPHISME	105

CHAPITRE VIII

CAUSES DÉTERMINANTES ET CONSÉQUENCES DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE ET DE L'APOGAMIE.	107
BIBLIOGRAPHIE.	119
TABLE ALPHABÉTIQUE.	133
TABLE DES MATIÈRES.	135

